

R 3835

ISSN 0395-7217

~~Per 0-1-86~~

Décembre 1980
Trimestriel

fascicule 3/4

BULLETIN

D'ÉCOLOGIE

MIN. NAT. MIN. INT.
FRANÇOIS
PARIS

Publié avec le concours financier du Ministère de l'Environnement
et de la Qualité de la vie

Tome 11

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Secrétariat : 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

(Voir en p. III de couverture pour le règlement des cotisations à MASSON & C^{ie}).

Bureau pour l'année 1980 :

Président : J. A. RIOUX, Laboratoire de Parasitologie, rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier.

Vice-Président : P. PESSON, I.N.A., Laboratoire de Zoologie, Biologie animale et Ecologie, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris Cedex 05.

Deuxième Vice-Président : J.-Cl. LEFEUVRE, Professeur au Muséum, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Présidents honoraires : G. LEMÉE et P. GRISON.

Secrétaire général : Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Secrétaire générale adjointe : Germaine RICOU, Laboratoire de Zoologie agricole, 16, rue Dufay, 76100 Rouen.

Trésorier : Professeur JARRY, Faculté de Médecine, rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier.

Trésorier adjoint : Professeur M. AMANIEU, Laboratoire d'Hydrobiologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

Secrétaire du Bulletin : Roger DAJOZ, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Conseil pour l'année 1980 :

AMANIEU Michel, Professeur, Laboratoire d'Hydrobiologie, Université des Sciences et techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

BLONDEL Jacques, Maître de recherche, Station Biologique de la Tour du Valat, C.N.R.S., Le Sambuc, 13200 Arles.

BOUDOURESQUE Charles, Professeur, U.E.R. des Sciences de la Mer et de l'Environnement, Luminy, Laboratoire de Biologie Végétale, 70, route Léon Lachamp, 13288 Marseille Cedex 2.

COINEAU Yves, Professeur, Muséum National, Laboratoire des Arthropodes, 61, rue Buffon, Paris V.

DAJOZ Roger, Sous-Directeur, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE Claude, Professeur, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

GEHU Jean-Marie, Professeur, Laboratoire de Botanique Systématique et Ecologique, Faculté de Pharmacie, rue Laguesse, 59000 Lille.

GOUNOT Michel, Professeur, Institut de Botanique, 28, rue Goethe, 67083 Strasbourg.

JARRY Daniel, Professeur, Laboratoire de Parasitologie, Faculté de Médecine, Institut de Botanique, rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier.

LACOSTE Alain, Laboratoire d'Ecologie végétale, 1, place Leclerc, 25042 Besançon Cedex.

LAMOTTE Maxime, Professeur, Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

LESSERRE Pierre, Maître Assistant, Institut Universitaire de Biologie marine, Station de Biologie d'Arcachon, 2, rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon.

LAUBIER Lucien, Professeur, Centre National pour l'Exploitation des Océans, 66, avenue d'Iéna, 75116 Paris.

LEBRETON Philippe, Professeur, Université Claude Bernard Lyon I, Département de Biologie végétale, Service de Phytochimie et Phytophysiologie, 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69621 Villeurbanne.

LEFEUVRE Jean-Claude, Professeur au Muséum, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

LEGAY Jean-Marie, Professeur, Université Claude Bernard Lyon I, Unité d'Enseignement et de Recherche des Sciences de la Nature, Département de Biologie générale et appliquée, Laboratoire de Biométrie 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69621 Villeurbanne.

MASSOUD Zaher, Maître de recherche, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.

OZENDA Paul, Professeur, Botanique et Biologie végétale et Station Alpine du Lautaret, Cedex 53, 38 Grenoble Gare.

PESSON Paul, Professeur, I.N.A., Laboratoire de Zoologie, Biologie animale et Ecologie, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris Cedex 05.

RAMADE François, Professeur, Laboratoire de Zoologie, Université de Paris Sud, 91405 Orsay.

M^{me} RICOU Germaine, Ingénieur agronome, Laboratoire de Zoologie agricole, 16, rue Dufay, 76100 Rouen.

RIOUX Jean-Antoine, Professeur, Laboratoire de Parasitologie, rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier.

ROUX Albert, Maître de recherche, Département de Biologie animale et Zoologie, 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69621 Villeurbanne.

TREHEN Jean-Marie, Professeur, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

VANNIER Guy, Maître de recherche, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Décembre 1980
Trimestriel

fascicule 3/4

BULLETIN D'ÉCOLOGIE



SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

SECRÉTARIAT GÉNÉRAL

4, Avenue du Petit-Château
91800 BRUNOY, Essonne (France)

Des exemplaires de ce numéro spécial
pourront être obtenus au prix de 220 F.F.
(S'adresser au Secrétariat de la Société.)

Publié avec le concours financier du Ministère de l'Environnement
et de la Qualité de la vie

Tome 11



Bibliothèque Centrale Muséum



Inv. 11 988

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

Tome 11 — 1980 — n° 3/4 — Décembre

Numéro spécial : Colloque sur l'écologie des landes
Université de Rennes, 2-7 juillet 1979

SOMMAIRE

J.C. LEFEUVRE. — Genèse et présentation du Colloque	135
C.H. GIMMINGHAM. — An introduction to the Symposium	147
J. ESTEULE, J. GUYADER et A. JIGOREL. — Les sols de lande sur schistes pourpres de la région de Paimpont	153
J. ESTEULE-CHOUX, J. ESTEULE, J. GUYADER et A. JIGOREL. — Etude des sols de la lande du Cap Fréhel	169
J. ESTEULE, J. GUYADER et A. JIGOREL. — Les sols de lande des Monts d'Arrée	197
S.B. CHAPMAN and R.T. CLARKE. — Some relationships between soil, climate, standing crop and organic matter accumulation within a range of <i>Calluna</i> heathlands in Britain	221
J. MILES and W.F. YOUNG. — The effects on heathland and moorland soils in Scotland and Northern England following colonisation by birch (<i>Betula</i> spp)	233
D.G. STRULLU et J.P. GOURRET. — Les Mycorhizes des Ericacées et des espèces des landes	243
J. TOUFFET. — Recherches phytocécologiques sur les landes armoricaines : travaux effectués depuis 1973 ..	251
J.C. GLOAGEN. — Application de l'analyse des correspondances et de l'information mutuelle à l'étude phytocécologique des landes de Bretagne (France)	269
F. FORGEARD, J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET. — Notice explicative des cartes de végétation des landes du Cap Fréhel (Côtes-du-Nord)	295
B. CLÉMENT et J. TOUFFET. — Répartition et évolution de la matière organique et des éléments biogènes dans la lande mésophile des Monts d'Arrée	307
F. ROZE. — Répartition et évolution de l'azote dans quelques landes bretonnes	315
P. BEAUVAIS et F. FORGEARD. — Utilisation de la méthode des points contacts pour l'évaluation de la biomasse dans les pelouses	323
J.C. GLOAGUEN. — La structure des Bruyères et des Ajoncs du Cap Fréhel (Côtes-du-Nord). Etude pondérale	331
F. ROZE et F. FORGEARD. — Etude de la minéralisation de l'azote dans les sols incendiés de la région de Paimpont	339
F. FORGEARD et J. TOUFFET. — La recolonisation des landes et des pelouses dans la région de Paimpont. Evolution de la végétation au cours de trois années suivant l'incendie	349
B. CLÉMENT, F. FORGEARD et J. TOUFFET. — Importance de la végétation muscinale dans les premiers stades de recolonisation des landes après incendie	359
B. CLÉMENT, A. RIVIÈRE et J. TOUFFET. — Répartition des graines au sol dans les landes incendiées des Monts d'Arrée	365
M. HOSSAERT-PALAUQUI et Nicole GAUTIER. — Régénération d'une lande après incendie. I. Evolution de la structure du peuplement végétal au cours de la première année	373

M. HOSSAERT-PALAUQUIL. — Régénération d'une lande après incendie. II. Reproduction sexuée et capacité de germination d' <i>Ulex minor</i> Roth (<i>Ulex nanus</i> Sm)	387
C.J. LEGG. — A markovian approach to the study of heath vegetation dynamics	393
P. DUPONT. — Richesse, originalité et diversité des landes ibéro-atlantiques	405
O.W. HEAL. — Fauna of heathlands in the United Kingdom	413
E. DUFFEY. — The efficiency of the Dietrick vacuum sampler (D-vac) for invertebrate population studies in different types of grassland	421
G. BARNAUD et A. CANARD. — Données actuelles sur les Invertébrés des landes armoricaines : aspect global	433
B. EHANNO. — Aperçu sur la faune des Rhynchotes Héteroptères, principalement <i>Miridae</i> , observés sur les végétaux et dans les diverses strates de landes du Massif armoricain	447
M.-Th. OLLIVIER. — Observations sur trois Héteroptères <i>Lygaeidae</i> des landes armoricaines : inféodation aux végétaux et localisation dans les strates au cours du cycle biologique	473
A. GUEGUEN et G. DELAUNAY. — Ecologie et bioénergétique d'une population de <i>Myrmeleotettix maculatus</i> Thunb (Orthopt. Acrididae) dans une formation pionnière de Lande Armoricaine. I. — Utilisation de l'énergie au cours du développement	483
A. GUEGUEN et G. DELAUNAY. — Ecologie et bioénergétique d'une population de <i>Myrmeleotettix maculatus</i> Thunb (Orthopt. Acrididae) dans une formation pionnière de Lande Armoricaine. II. — Dynamisme d'une population de <i>M. maculatus</i> dans deux sites de landes pionnières Armoricaines	497
A. GUEGUEN. — Etude bioénergétique comparée de deux populations de <i>Myrmeleotettix maculatus</i> dans une formation pionnière des Landes Armoricaines	513
A. CANARD. — Contribution à la connaissance de l'écologie des Aranéides des landes armoricaines. Bilan actuel des recherches	527
P. GODDARD and I.F. SPELLERBERG. — Reproduction as a factor in the conservation of <i>Coronella autriaca</i> Laur., in southern england	535
M.-Ch. EYBERT. — Dynamique de la reproduction de la linotte mélodieuse (<i>Acanthis cannabina</i>) sur une lande bretonne	543
A. TYE. — The breeding biology and population size of the wheatear (<i>Enanthe enanthe</i>) on the Breckland of East Anglia, with implications for its conservation	559
J.L. CHAPUIS. — Analyse de la distribution spatiale du lapin de garenne <i>Oryctolagus cuniculus</i> (L.) sur une lande bretonne	571
J.L. CHAPUIS et J.C. LEFEUVRE. — Evolution saisonnière du régime alimentaire du lapin de garenne, <i>Oryctolagus cuniculus</i> (L.) sur une lande bretonne	587
V. STANDEN. — Factors affecting the distribution of <i>Enchytraeidae</i> (<i>Oligochaeta</i>) in associations at peat and mineral sites in Northern England	599
P. TREHEN. — Synthèse de l'étude des mécanismes de colonisation par la faune des formations pionnières de la lande	609
S. DELEPORTE-BAILLOT. — Caractéristiques de l'émergence de quelques Diptères <i>Sciaridae</i> et <i>Chironomidae</i> des landes armoricaines	613
A. BELLIDO, S. DELEPORTE et Y. DELETTRE. — Caractérisation écologique de quatre formations pionnières de la lande armoricaine	623
J.P. DUCROTOY. — Adaptations spatio-temporelles de chironomides (Insectes, Diptères) dans un habitat semi-permanent du massif de Paimpont (I et V.)	633
J.P. CANCELA DA FONSECA. — Approche du problème de la colonisation par l'analyse de système : habitats permanents avec changement saisonnier des conditions du milieu	647
N.R. WEBB. — Aménagement et conservation des landes : Synthèse	655
N.R. WEBB. — The Dorset heathlands : Present status and conservation	659
B. CLÉMENT et J. TOUFFET. — Origine et utilisation des landes des Monts d'Arrée	665
C.M. HARRISON. — Preliminary results of field-wear trials of amenity grasslands and heathlands in south-east England	673

E. MALTBY. — The impact of severe fire on Calluna moorland in the north york moors	683
R.J. HOBBS et C.H. GIMINGHAM. — Some effects of fire and grazing on heath vegetation	709
J.L. BOSTOCK. — The effect of spraying and respraying bracken (<i>Pteridium aquilinum</i> L. Kuhn.) in heathland, with asulox	717
G.R. MILLER. — The burning of heather moorland for red grouse	725
J. LE DUCHAT D'AUBIGNY. — Contribution à l'étude des landes armoricaines : peuplement myrmécologique	735
A. GUEGUEN, J.C. LEFEUVRE, F. FORGEARD, J. TOUFFET. — Analyse comparée de la dynamique de la restauration du peuplement d'Orthoptères et du peuplement végétal dans une zone brûlée de lande	747
J.C. LEFEUVRE. — Possibilités d'élevage de moutons de race rustique dans les landes des Monts d'Arrée. I. Considérations générales	765
J.C. LEFEUVRE, C. RODDE, B. CLÉMENT et J. TOUFFET. — Possibilité d'élevage de moutons de race rustique dans les landes des Monts d'Arrée. II. Etude comparée du régime alimentaire de cinq races	775
P. GREIG-SMITH. — Conclusion du Colloque	801
C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Allocution de clôture	807

LISTE DES PARTICIPANTS

Anglais

Mr. BENTLY Desmond
 Mr. BHADRESA R.
 Mr. BOSTOCK Joan
 Dr. CHAPMAN S.B.
 Mr. DAGGITT S.
 Dr. DUFFEY Eric
 Mrs DUFFEY E.A.G.
 Pr. GIMINGHAM C.H.
 Dr. GODDARD S.
 Mr. GODDARD P.
 Pr. GREIG-SMITH P.
 Mrs GREIG-SMITH P.
 Dr. HARRISON Caroline
 Mr. HOBBS R.T.
 Mrs HOBBS R.T.
 Mrs HUGHES Anne
 Mrs JONES Celia
 Dr. LEGG C.J.
 Mr. LOWDAY J.
 Mr. MALLIK A.U.
 Dr. MALTBY E.
 Dr. MILLER G.
 Dr. MILES John
 Dr. PITMAN
 Mr. ROBERTS J.M.
 Mr. ROBERTSON K.
 Dr. STANDEN Valeria
 Mr. STANDEN
 Dr. WEBB N.R.
 Dr. TYE A.

Hollandais

M. DIEMONT
 Mme HULLY

Vietnamien

Pr. DAO VAN TIEN

Français

Mme BARNAUD Geneviève
 Melle BEAUVAIS Patricia
 M. BELLIDO Alain
 M. BRUNEL Etienne
 M. CANARD Alain
 M. CANCELA DA FONSECA Jorgo
 M. CHAPUIS Jean-Louis
 M. CLEMENT Bernard
 M. CONSTANT Pierre
 M. DELAMARE DEBOUTTEVILLE Claude
 Mme DELEPORTE-BAILLOT Simone
 M. DELETTRE Yannick
 M. DUPONT Pierre
 M. DUVIARD Denis
 M. EHANNO Bernard
 M. ESTEOULE Jean
 Melle EYBERT Marie-Christine
 Melle FORGEARD Françoise
 Mme FUSTEC Eliane
 Melle GEORGES Anita
 M. GLOAGUEN Jean-Claude
 M. GUEGUEN Alain
 M. GUYADER Jean
 Melle HOASSERT Martine
 M. JIGOREL Alain
 Melle LE DUCHAT D'AUBIGNY Jeanne
 M. LEFEUVRE Jean-Claude
 M. MAHEO Roger
 M. MISSONNIER Jean
 Melle OLLIVIER Marie Thérèse
 Melle RICHARD Laurence
 Mme RICOU Germaine
 Melle ROZE Françoise
 M. STRULLU Désiré
 Mme TAILLANDIER Janine
 M. TOUFFET Jean
 M. TREHEN Paul

AVANT-PROPOS

Le colloque sur l'écologie des landes (Heathlands and Moorlands) s'est déroulé du 2 au 7 juillet 1979. Volontairement limité en nombre, il comprenait 30 écologistes britanniques, 2 hollandais et 39 français.

Les participants ont été accueillis dans les locaux de l'Université de Rennes par le Professeur RAZET, représentant Monsieur le Président de l'Université de Rennes. Celui-ci, au cours de son allocution, après avoir souhaité la bienvenue à tous, a souligné l'importance qu'il attachait au développement de l'Ecologie dans cette université. Il a dit combien dans un tel contexte l'Université de Rennes était honorée et se réjouissait d'accueillir d'aussi éminents représentants de la « British Ecological Society » et a formulé des vœux pour que le Colloque se déroule dans les meilleures conditions.

Monsieur le Président GREIG-SMITH a remercié l'Université de Rennes d'avoir bien voulu organiser un tel colloque. Il a précisé que la formule choisie « Colloque à nombre de participants limités sur un thème précis » était pour lui une formule d'avenir. Il a souligné qu'il espérait voir désormais la British Ecological Society et la Société d'Ecologie s'associer périodiquement pour organiser de telles réunions. Il les considère comme une nécessité, non seulement parce qu'elles favorisent les échanges scientifiques, mais parce que la confrontation directe des résultats des divers chercheurs permet à notre discipline d'évoluer en permanence, de se dynamiser et donc de poursuivre son développement. Il a terminé en souhaitant que ce colloque franco-britannique soit le premier d'une longue série.

Il incombait à Monsieur le Professeur LEFEUVRE la tâche de présenter les excuses de Monsieur le Professeur RIOUX, Président de la Société d'Ecologie, en mission à l'étranger et de Monsieur le Professeur DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Secrétaire général retenu à Paris, mais qui serait présent dès le lendemain.

Après avoir demandé au Professeur GIMINGHAM, spécialiste incontesté de l'écologie des landes et auteur d'un ouvrage intitulé « Ecology of Heathlands » (1972), d'introduire le Colloque et d'en présider la première partie, il a demandé au Professeur GREIG-SMITH de bien vouloir assurer la présidence générale. Il a ensuite tracé les grandes lignes de la genèse de ce colloque et présenté dans une allocution que nous rapportons plus loin, non seulement le déroulement de ces journées, mais aussi le Groupe d'Etude des Landes Armoricaïnes et ses travaux.

Les participants ont ensuite été acheminés vers la Station Biologique de Paimpont qui les a accueillis pendant 4 jours dans le cadre enchanteur de la forêt de Brocéliande, avec juste une échappée le jeudi vers les landes des Monts d'Arrée et le Parc Régional d'Armorique.

**

« L'ensemble des notes publiées par les laboratoires de l'Université de Rennes a été financé par la D.G.R.S.T. (Conventions n° 72.7.0209, 74.7.0097, 75.7.0511 et 76.7.0195) et le C.N.R.S. (ERA 0798) ».

GENÈSE ET PRÉSENTATION DU COLLOQUE

par J.C. LEFEUVRE

*Responsable du Groupe d'Étude des Landes Armoricales G.E.L.A. (Contrat DGRST 715/1902 n° 72-J-0209)
Responsable de l'ERA 798 au CNRS
Vice-Président de la Société d'Ecologie*

C'est en 1972 qu'est né le projet de ce colloque au cours d'une mission de huit jours qui nous a conduit, MM. TOUFFET, TREHEN et moi-même, de Rennes à Londres, puis à Oxford, à Wareham, à Aberdeen, à Granges-over-Sand, à Durham, dans la majorité des endroits où des équipes de chercheurs s'intéressaient à l'Ecologie des landes (fig. 1).



FIG. 1. — G.E.L.A. : voyage d'études.

L'idée de ce colloque doit beaucoup à la contestation et à un pari sur l'avenir. Contestation, oui, à juste titre, celle d'un grand nom de l'Ecologie française, le Professeur BOURLIÈRE. Grand admirateur des travaux anglo-saxons, il avait, dans un premier temps jugé peu sérieux, le projet de recherche sur l'écologie des landes déposé à la Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique par un groupe presque anonyme formé en partie de Biologistes prétendant se reconverter à l'Ecologie.

On comprend fort bien cette réaction, dictée notamment par le fait que depuis des années la lande britannique avait fait l'objet de très nombreuses publications d'une rare qualité et la sortie un an plus tard, en 1972, du remarquable ouvrage du Professeur GIMMINGHAM « Ecology of Heathland » ne faisait que confirmer l'idée « qu'on devait tout connaître sur les landes ».

Le problème était de savoir s'il s'agissait du même type de lande et si les conclusions tirées de ces multiples études pouvaient aider à résoudre les problèmes qui se poseraient demain à la Bretagne.

L'analyse bibliographique que nous avions effectuée nous permettait de répondre à ces questions. Les remarques du Professeur BOURLIÈRE nous ont incité à aller rencontrer nos collègues britanniques, à vérifier sur place ce que nous pensions, à tenter de démontrer le bien-fondé de recherches en écologie sur les landes bretonnes. Les résultats de cette mission et les premières recherches du groupe ont fait que, par la suite, le Professeur BOURLIÈRE nous a toujours témoigné une confiance qui nous a beau-

coup aidé à surmonter bien des difficultés. Ce faisant, il faut reconnaître que ses remarques sont à l'origine de ce colloque puisque c'est au cours de notre mission que nous avons envisagé de confronter, 5 ans après, les résultats de nos travaux avec ceux de nos collègues et amis britanniques.

Cinq ans, cela pouvait être beaucoup pour une grande équipe structurée effectuant des recherches en écologie depuis longtemps. Pour nous, c'était un pari sur l'avenir. Cela signifiait en effet que, partis de rien, nous réussirions, nous qui ne pouvions prétendre à aucun recrutement, à former une équipe soudée, cohérente, capable d'apporter des résultats, de fournir sa contribution à la connaissance des landes. Cela voulait dire également que nous acceptions de confronter ces résultats avec les chercheurs les plus réputés en la matière, à savoir les représentants de la « British Ecological Society ».

L'idée de ce colloque n'a fait que progresser au cours des visites successives que nous avons effectuées en Angleterre ou dans les Iles Britanniques. Tout d'abord en juillet 1974 à Norwich au « Summer meeting » de la British Ecological Society sur l'écologie historique, puis à Dublin, en mars 1977, au Symposium sur la faune des prairies. C'est là que le principe de ce colloque a été définitivement arrêté. Malheureusement nous n'avons pu en obtenir le financement pour 1978, comme nous l'avions prévu. C'est au cours d'une mission effectuée du 19 au 23 mars 1978, dans le cadre du programme MAB (Projet 3), que nous avons pu rencontrer à Monks Wood, le Directeur de l'Institut d'Ecologie Terrestre, le Dr JEFFERS et les Docteurs HEAL, DUFFEY et WELLS, puis à Furzebrook, les Docteurs CHAPMAN, WEBB, MERRETH, BRIAN. C'est à cette occasion que nous avons fixé la date de cette rencontre pour la première semaine de juillet 1979. La certitude que le financement de ce colloque était définitivement acquis n'a pu être obtenue qu'en avril 1979, ce qui explique quelques défections comme celle du Dr HEAL que nous aurions été heureux d'accueillir ici.

Mais il est temps que je précise maintenant pourquoi notre groupe s'est intéressé à la lande bretonne, comment il s'est formé, a évolué et est devenu ce qu'il est aujourd'hui.

Il n'est pas un ouvrage sur les contes et légendes de Bretagne qui ne situe le déroulement d'une de ses histoires fantastiques dans le décor « désolé » de la lande. Comment pourrait-il en être autrement ? La lande fait en effet partie intégrante du paysage armoricain. Sa physionomie a longtemps reflété l'activité humaine et son extension a été conditionnée par le mode de vie des agriculteurs. Mais ceux-ci ont vu leur nombre décroître considérablement.

« On peut estimer que l'ensemble des communes rurales de Bretagne a perdu 205 000 personnes par émigration nette entre 1954 et 1968, soit en émigration réelle près de 300 000 habitants représentant la population rurale toute entière d'un département » (1). Cet exode rural qui a durement touché certains cantons de la Bretagne centrale s'est traduit par une diminution importante de la pression humaine sur certaines zones à faible productivité, ou caractérisées par des « formations végétales particulières ». Ces zones d'inculture (2) considérées désormais comme en position « marginale » par rapport à l'agriculture ont toujours été désignées en Bretagne sous le vocable de landes. Leur surface a considérablement varié au cours des siècles. Pour MEYNIER (3) le rôle du rail fut capital dans le défrichement des landes grâce à l'apport d'engrais et d'amendements, et il estime qu'en 1930 elles s'étaient considérablement réduites.

*Etendue des landes en %
de la surface départementale entre 1882 et 1929*

	1882	1929
Finistère	14,6	9,5
Côtes-du-Nord	36,0	18,0
Ille-et-Vilaine	7,5	5,6
Morbihan	39,0	26,5

(1) Géographie de la Bretagne. Ed. Skol Vreiz 1976.

(2) Le décret du 11 octobre 1962 indique qu'il y a « présomption d'inculture » si le sol porte au moment de l'enquête « des formations végétales particulières figurant sur une liste arrêtée par le Préfet et dont le développement, compte tenu du milieu naturel est la conséquence du défaut des façons culturales, ou de l'insuffisance des soins nécessaires à la bonne utilisation agricole, pastorale ou forestière ».

(3) Atlas et Géographie de la Bretagne. MEYNIER A. 1976. Ed. Flammarion.

Ces zones d'inculture s'étendent aujourd'hui sur environ 400 000 hectares, soit une surface équivalente à la forêt bretonne (si l'on considère ce qui reste des talus bretons comme une surface boisée, comme une forêt linéaire).

Actuellement, l'évolution des techniques culturales et les modifications des données de l'économie rurale font que l'on a atteint un point critique, on assiste à une transformation irréversible d'une bonne partie de ce paysage (reboisement, défrichement, abandon, lotissement, dépôt d'ordures, etc.).

Il est clair que, dans les prochaines décennies, des mesures d'aménagement de ces terrains incultes devront être prises, qu'il faudra apprendre à nouveau à les gérer et que, pour cela, il faudra s'appuyer sur des bases scientifiques rigoureuses.

Dès 1970, à l'initiative du Chargé de Mission pour la création du Parc National des Cévennes, un sous-groupe de travail axé sur les « conséquences écologiques d'une régression de l'agriculture » avait souligné que l'abandon plus ou moins important des zones marginales n'était pas toujours suivi d'un retour rapide aux formes végétales spontanées d'origine. « Plusieurs dizaines d'années sont souvent nécessaires pour que la nature reconstitue un nouvel équilibre, malheureusement souvent moins utile à l'homme que celui qu'il a primitivement détruit. »

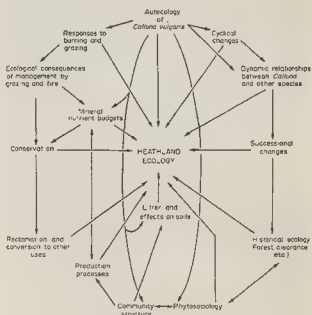
Devant le problème posé par l'augmentation en surface des zones d'inculture en France, et surtout par l'absence de données sur l'évolution de telles formations, la D.G.R.S.T. a encouragé, par le biais d'actions concertées, la formation d'équipes de recherches pluridisciplinaires chargées d'étudier « les zones d'inculture de basse, moyenne et haute altitudes ».

En raison de l'étendue des landes bretonnes, des problèmes posés par leur évolution et de l'importance de la prise en considération de ce milieu dans toute étude d'aménagement du territoire breton, en raison également du manque évident de réels travaux d'écologie portant sur ce milieu (1) et devant l'impos-

sibilité d'étendre beaucoup les conclusions des études britanniques aux landes bretonnes, il est apparu à un certain nombre de chercheurs rennais, qu'il était nécessaire de coordonner leurs travaux pour tenter d'effectuer une recherche globale concertée sur cet écosystème si caractéristique de la Bretagne.

En fait, un an avant la parution du livre du Professeur GIMINGHAM (1972) nous nous comportons comme si nous avions pu en lire l'introduction. Elle situe tellement bien notre démarche que je ne peux m'empêcher d'en rappeler quelques passages.

« Heathlands have always attracted the attention of ecologists. Particularly in recent years, however, research has been focused on the heathlands ecosystem from so many different angles (fig. 2) that a remarkably comprehensive picture is beginning to emerge... Several reasons may be suggested for this concentration of interest upon the dwarf-shrub heaths. On the one hand, they offer considerable scope for research in ecological history, phytosociology, community structure and dynamics, while on



The main avenues of approach in heathland ecology, illustrating interactions between the various aspects of the subject

FIG. 2. — D'après GIMINGHAM (1972).

(1) Une analyse bibliographique faisait apparaître que les quelques travaux parus sur les landes armoricaines étaient essentiellement des études floristiques ou phytogéographiques et qu'on ne possédait que très peu de renseignements sur la faune.

the other they raise important question concerning the ecological consequences of various forms of land-use and management... Furthermore, the fact that in parts of western Europe they are fast disappearing, establishes an urgent need for conservation, in connection with which it is essential to establish appropriate codes of management. »

C'est dans ce cadre qu'a pu se créer le groupe d'études des landes armoricaines (G.E.L.A.) formé de pédologues, de botanistes, de zoologistes, d'économistes, de géographes, de sociologues devant inventorier les landes actuelles, étudier leurs structures, le fonctionnement des diverses formations végétales qui les composent, analyser le rôle qu'elles ont joué dans le passé et se prononcer sur leur potentialité actuelle, etc.

Ce groupe doit beaucoup à la Station Biologique de Paimpont. En effet, contraint par les événements d'assurer de 1967 à 1972 les fonctions de directeur de cette Station, j'ai pu découvrir les bienfaits de la pluridisciplinarité à travers des équipes pédagogiques formées de nombreux spécialistes passionnés par le « terrain », désireuses de changer les formules traditionnelles d'enseignement, considérant qu'un stage d'Ecologie générale était nécessaire à la formation tant des futurs Professeurs de l'enseignement secondaire que des étudiants biologistes se destinant à la Recherche. Très vite, il est apparu, si l'on en juge par le succès grandissant des stages, que notre conception de ce que devait être un véritable enseignement d'écologie, sur le terrain, intéressait de nombreux collègues. Cela a été un encouragement précieux à entreprendre une reconversion, à tenter une association qui a regroupé dans un premier temps les laboratoires d'Ecologie végétale, de Zoologie et d'Ecologie et la Station Biologique de Paimpont ou, plutôt, des laboratoires désirant se spécialiser dans l'étude de la Production primaire, des consommateurs, des phénomènes de décomposition (fig. 3). Une équipe de pédologues est venue nous rejoindre quelques temps après. C'est ce premier groupe qui a proposé le programme de recherche que nous avons pu exposer à une réunion de la société « Informatique et Biosphère ». Invité par le

Président GAISSON, du Comité Equilibre et Lutte Biologique, à proposer ce programme à la D.G.R.S.T., il a été financé dans un premier temps pour trois ans.

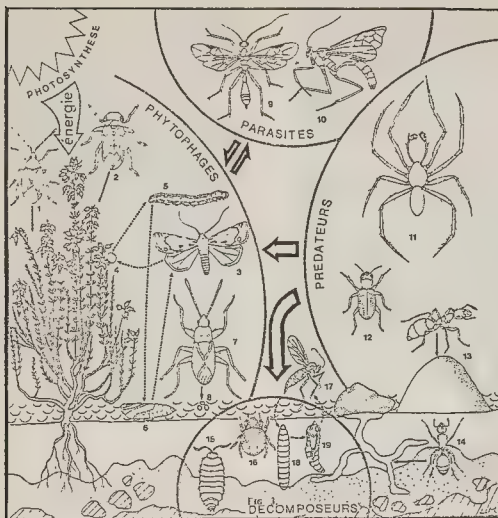
Après une phase d'inventaire, de cartographie, d'études de structure du système landes qui s'est traduit par une cartographie thématique (carte des sols, de la végétation, des biomasses, de productivité, etc.) portant sur des secteurs comme les landes de Lanvaux, des Monts d'Arrée, de Paimpont et surtout de Fréhel (qui a servi de modèle d'étude, de véritable laboratoire de terrain), la D.G.R.S.T. nous a demandé, au bout de deux ans, d'aborder les problèmes de conservation, de valorisation de ces zones d'inculture.

Le développement des recherches dans cette direction nous a amené à étoffer l'équipe du départ en nous adjoignant des géographes de l'Université de Haute-Bretagne, des sociologues de l'Université de Nanterre (Equipe de recherche de Sociologie rurale du C.N.R.S.), des économistes.

Les résultats obtenus au cours de ces trois années et le renforcement du G.E.L.A. par de nouvelles équipes ont permis d'obtenir chaque année une augmentation du financement de la D.G.R.S.T. A l'expiration de ce premier contrat, cet organisme a, en se référant au travail fourni, accepté de renouveler celui-ci par des contrats annuels qui se sont succédés sur trois nouvelles années.

Considéré, désormais, comme spécialiste de l'écologie des zones d'inculture, le G.E.L.A. ou les laboratoires le composant ont été très sollicités. En tant que groupe, on nous a demandé de bien vouloir prendre en charge, dans l'action concertée sur les conséquences de l'arasement des talus en zone bocagère de l'Ouest, l'inventaire des talus bretons et les modalités d'échange entre cette structure et les champs cultivés ou les pâtures. L'essentiel de ces travaux a été publié dans un important volume (586 pages) intitulé « Les Bocages, Histoire, Ecologie, Economie » publié par le C.N.R.S., l'I.N.R.A., l'E.N.S.A. et l'Université de Rennes.

Localement, une série de contrats ont permis au G.E.L.A. d'étoffer ses recherches. C'est le cas notam-



ment de la convention de recherche passée avec le Parc Régional d'Armorique pour étudier l'élevage des moutons de race rustique sur les landes de l'Arrée (Lab. de Zoologie et d'Ecologie - Lab. d'Ecologie Végétale) ou de celle permettant d'effectuer un inventaire des landes littorales dans le cadre du Schéma d'Aménagement du Littoral Breton.

Les retombées des recherches fondamentales effectuées sur le bocage ont conduit à la demande des Directions départementales de l'Agriculture à la mise

au point d'une méthodologie originale permettant d'effectuer les études préalables au remembrement en un temps limité (Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie - Laboratoire d'Ecologie Végétale).

Mais la spécialisation des différents laboratoires s'est aussi traduite par des sollicitations extérieures à la région et même à la France. C'est ainsi que le Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie a, à la demande de la D.G.R.S.T., accepté de s'intégrer aux recherches effectuées dans les alpages du Briançon-

mais en développant des études sur la dynamique des populations et des peuplements d'Orthoptères, ainsi que sur la Phytophagie.

Le Laboratoire d'Ecologie Végétale a été retenu pour sa part pour participer à une étude de 4ans sur les potentialités des steppes du sud-algérien.

Enfin, l'équipe de Biologie du sol de la Station Biologique de Paimpont a pu, grâce à la compétence acquise sur les landes bretonnes, développer un programme de recherche dans les Iles Kerguelen (Terres Australes Françaises, T.A.F.).

Tous ces travaux centrés sur des recherches effectuées sur des écosystèmes pauvres fonctionnant souvent en condition limite (alpage d'altitude, steppe sud-algérienne, Iles Kerguelen) ont permis au G.E.L.A. de conserver son unité. Mieux, grâce au C.N.R.S. qui a transformé les trois laboratoires d'origine (Ecologie Végétale, Zoologie et Ecologie, Station Biologique de Paimpont) en une Equipe de Recherche associée (ERA 798) nous avons pu recenser une partie de nos travaux en partant du principe que « l'approche globale tentée par le G.E.L.A. doit maintenant faire place à une recherche plus fondamentale orientée vers une analyse très fine des modalités de fonctionnement des diverses entités qui composent la lande bretonne ».

Il est apparu rapidement aux membres de l'E.R.A. qu'une telle approche devait être tentée en tenant compte de la genèse du système, c'est-à-dire en recherchant un modèle de fonctionnement portant sur les étapes pionnières de la mise en place de l'écosystème lande.

Deux types de formations pionnières ont retenu notre attention. L'une résulte d'une « pseudo » remise à zéro que constituent les zones incendiées de landes à dominantes de plantes ligneuses hautes ou basses. Il nous est apparu en effet que c'est dans de telles zones que l'on comprendrait le mieux la dynamique de certaines populations végétales et que l'on pourrait suivre avec plus de profit la progression concomitante des peuplements animaux intervenant soit comme consommateurs, soit comme décomposeurs. Ce cas particulier des formations pionnières se succède sur zones incendiées n'a finalement été que très

peu étudié dans sa globalité dans nos régions. Il présente pourtant de nombreux intérêts dont celui de permettre une analyse fine du processus dit de cicatrization et de régénération.

Parallèlement, nous avons pensé qu'il serait intéressant de suivre la progression de la lande dans une toposéquence en nous référant uniquement pour l'instant à l'analyse des formations pionnières à dominante de lichens, de mousses, de crassulacées (*Sedum*) ou de fétuque et d'agrostis. C'est en effet dans ces zones que s'initie une pédogenèse qui permettra de passer des lithosols à des sols plus structurés, d'une pelouse à une lande. La faible diversité des producteurs, la bonne connaissance que nous avons des consommateurs et des prédateurs épi- et hypogés de cette zone ainsi que les recherches entreprises sur les variations du bilan hydrique et les processus de décomposition, devraient permettre d'aboutir rapidement à la constitution d'un modèle de fonctionnement pouvant être considéré comme un outil de base dont la complication progressive pourrait rendre compte non seulement des successions caractéristiques de la lande mais des modalités de fonctionnement imposées en particulier par l'arrivée des plantes ligneuses dans le système.

Voici brièvement retracée l'histoire du groupe des landes armoricaines et de l'E.R.A. 798 ainsi que leurs motivations et leurs objectifs.

La liste, ci-jointe, des publications qui ne prend en compte que celles consacrées à la lande (soit à peine les deux tiers de la production scientifique du groupe) témoigne de son activité.

Elle révèle aussi le courage, le dynamisme de jeunes étudiants du 3^e cycle qui, soit au cours de leur diplôme d'études approfondies, soit au cours de leur thèse de spécialité, ont su apporter dans des conditions matérielles souvent, trop souvent, difficiles une contribution importante à la connaissance des landes.

Puisse leur travail être récompensé. Ces jeunes fournissent actuellement à une université et à des équipes de recherches vieillissantes par manque de recrutement, la jeunesse nécessaire à l'innovation, à la découverte, au progrès ainsi qu'au développement

d'une science qui va nous réunir pendant 4 jours à la station biologique de Paimpont : *l'Ecologie*.

Vous connaissez les objectifs de ce colloque mais peut-être est-il bon d'en rappeler les grandes lignes. Il est destiné à réunir les chercheurs anglais et français travaillant sur l'écologie des landes afin de réaliser :

- un bilan commun de l'état d'avancement des travaux dans ce domaine;
- un échange mutuel d'informations;
- la mise en place d'un système de collaborations et d'échanges;
- la publication en commun, avec le concours des deux sociétés d'Ecologie des principaux résultats actuels obtenus en Angleterre et en France sur ce sujet.

J'espère que nous atteindrons tous ces objectifs. J'en suis même certain : comment pourrait-il en être autrement au pays de l'Enchanteur Merlin et de la Fée Viviane. Je vous donne rendez-vous dans quelques instants au cœur de la forêt de Broceliande et vous souhaite un excellent séjour à la station biologique de Paimpont.

1. — LISTE DES PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES EFFECTUÉES PAR LE G.E.L.A.

(Groupes d'Etudes des LandesArmoricaines)

Etude de l'avifaune nicheuse d'un massif forestier à enrésinement croissant, par M.Ch. EYBERT. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 275, 1972, 1815-1818.

L'avifaune nicheuse d'une lande xérophile de Bretagne, par P. CONSTANT et R. MAHEO. *Terre et Vie*, 1973, 346-355.

Le cycle annuel des Oiseaux dans trois stades évolutifs d'une pinède de Bretagne, par M.Ch. EYBERT, *Terre et Vie*, 27, 1973, 507-522.

La biomasse végétale aérienne et la répartition des éléments biogènes essentiels dans quelques types de landes littorales armoricaines, par J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET. *C.R. Ac. Sc., Paris*, 277, 1973, 505-508.

La végétation des landes d'Europe Occidentale. Les landes des Monts d'Arrée, par J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET. *Coll. Intern. de Phytosociol.*, Lille, 1973, 211-227.

Variations de l'attractivité des pièges colorés de Moeckle en fonction de la localisation spatio-temporelle de l'émergence, des comportements sexuels et des phases de dispersion de quelques espèces de Diptères, par S. BAILLOT et P. TREHEN. *Ann. Zool. - Ecol. anim.*, 6 (4), 1974, 575-584.

Aperçu sur les principaux groupements végétaux des landes des Monts d'Arrée, par B. CLEMENT, J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET. *Bull. Soc. Sc. Bretagne*, 49, 1974, 53-62.

La végétation des landes du Cap Fréhel : Etude orientée le long de quelques transects, par J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET. *Botanica Rhedonica*, sér. A, n° 13, 1974, 57-75.

Essai de détermination du régime alimentaire d'animaux herbivores à l'aide des phytolithes siliceux des Graminées et des Cypéracées. Description, après étude en microscopie électronique à balayage, des principaux types de phytolithes rencontrés, par A. CHEROUVRIER, A. GUEGUEN et J.C. LEFEUVRE. *C.R. Acad. Sc.*, 281, 1975, 839842.

Essai de détermination du régime alimentaire d'animaux herbivores à l'aide des phytolithes siliceux des Graminées et des Cypéracées. Application à l'étude du régime alimentaire des Orthoptères Acridiens, par A. GUEGUEN, A. CHEROUVRIER et J.C. LEFEUVRE. *C.R. Acad. Sc.*, 281, 1975, 929-932.

Deraeocoris morio (Boheman) 1852, capturé au piège lumineux dans des landes en Bretagne, par B. EHANNO et C. DEBROISE. *Bull. Soc. Ent. France*, 80, 1975, 76-80.

Introduction à la dynamique des populations de Diptères dans les sols de la lande rase armoricaine de la région de Paimpont, par P. TREHEN, S. BAILLOT et Y. DELETTRE. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 12 (1), 1975, 101-112.

Un exemple de parc naturel régional : Le parc naturel régional d'Armorique, par J.C. LEFEUVRE. *Bull. d'Ecol.*, n° sp., 6, 1975, 208-22.

Etude spatio-temporelle des émergences de Diptères dans le site expérimental bocager de Réguiny, par S. BAILLOT. *C.R. Table Ronde CNRS Ecosystèmes bocagers*, Rennes, 1976, 353-358.

Biomasse végétale aérienne et productivité des landes des Monts d'Arrée (Bretagne, France), par B. CLEMENT et J. TOUFFET. *Oecol. Plant.*, 11 (4), 1976, 345-360.

Contribution à l'étude des populations larvaires de *Paramititia* sp. *carinata* Strenzke *affinis* (Diptera, Chironomidae), par Y. DELETTRE. *Rev. Ecol. Biol. Soc.*, 13, 1976, 579-594.

- Hallodapus Rufescens* (Burmeister) 1835 Rhynchote-Hétéroptère *Miridae*, nouveau pour le massif armoricain, par B. EHANNO. *Bull. Soc. Sc. de Bretagne*, 51, 1976, 67-69.
- Mecomma ambulans* (Fallen), 1807. Rhynchote-Hétéroptère *Miridae*, nouveau pour le massif armoricain, par B. EHANNO. *Bull. Soc. Sc., de Bretagne*, 51, 1976, 71-74.
- Nouvelle capture en France de *Chlamydatus longirostris* Reuter, 1905. (Rhynchote-Hétéroptère, *Miridae*), par B. EHANNO. *Bull. Soc. Sc., de Bretagne*, 51, 1976, 75-76.
- Le dynamisme de la végétation dans les tourbières à Sphaignes du massif armoricain. 97^e Congr. des Soc. Sav., 3, 1976, 177-183 (par J. TOUFFET).
- Introduction à la dynamique des populations de *Limnophyes pusillus* Eaton (*Diptera*, *Chironomidae*) dans les sols des îles australes antarctiques françaises (Xerguelen), par Y. DELETTRE et P. TREHEN. *Ecol. Bull.*, Stockholm, 25 : 1977, 80-89.
- Sur la résistance de larves de *Chironomidae* *Orthocladinae* à l'assèchement du sol, par Y. DELETTRE et S. BAILLOT. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 284, 1977, 1717-1719.
- Revue faunistique des Deraecorinae français et notes écologiques sur les espèces armoricaines (Hém. Hét., *Miridae*), par B. EHANNO. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 13, 1977, 117-129.
- Répartition d'un peuplement orthoptérologique en fonction des unités de végétation dans une séquence de lande, par A. GUEGUEN, F. FORGEARD et J.C. LEFEUVRE. *Botanica Rhedonica*, sér. A, n° 15, 1977, 19-27.
- Dynamique de la végétation et évolution des peuplements orthoptérologiques en zones d'incultures, par A. GUEGUEN, J.C. LEFEUVRE et J. TOUFFET. *Botanica Rhedonica*, sér. A, n° 15, 1977, 43-49.
- Caractéristiques spatio-temporelles des émergences de Diptères du sol (*Sciaridae*, *Chironomidae*), par P. TREHEN, S. BAILLOT et Y. DELETTRE. *Ecol. Bull.* (Stockholm), 25, 1977, 521-523.
- Les pelouses xérophiles autour de quelques affleurements schisteux en Bretagne intérieure, par B. CLEMENT et J. TOUFFET. *Coll. Intern. de Phytosociol.*, Lille, 1977, 179-189.
- L'originalité et la diversité des landes armoricaines, par J. TOUFFET. *Botanica Rhedonica*, sér. A, n° 15, 1977.
- Application de quelques méthodes mathématiques à l'étude phytosociologique et écologique des landes bretonnes, par J.C. GLOAGUEN. *Botanica Rhedonica*, sér. A, n° 15, 1977.
- Biomasse et productivité primaire de quelques landes armoricaines, par F. FORGEARD. *Comm. 96^e Congr. A.F.A.S.*, Rennes, 1977.
- Originalité de la végétation des Monts d'Arrée, par B. CLEMENT. *Comm. 96^e Congr. A.F.A.S.*, Rennes, 1977.
- Classement de quatre landes armoricaines par l'intermédiaire de leur faune lépidoptérologique, par C. DEBROISE. *Comm. 96^e Congr. A.F.A.S.*, Rennes, 1977.
- Développement postembryonnaire de *Carabodes willmani* Bernini, 1975 (Acari, Oribatei), par A. BELLIDO. *Acarologia*, 20, n° 3, 1978, 419-431.
- Contribution à l'étude de la végétation des tourbières de Bretagne : Les groupements du Sphagion, par B. CLEMENT et J. TOUFFET. *Coll. Phytosociol.*, Lille, VII, 1978, 18-34.
- Biologie et écologie de *Limnophyes pusillus* Eaton, 1875 (*Dipt.* *Chironomidae*) aux îles Kerguelen. I. Présentation générale et étude des populations larvaires, par Y. DELETTRE. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 15 (4), 1978, 475-486.
- Etude des premiers stades de développement de l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) lors de la recolonisation d'une lande incendiée, par F. FORGEARD et J. TOUFFET. *Botanica Rhedonica*, sér. A, 16, 1978, 3-16.
- Etude de la minéralisation de l'azote dans les sols incendiés de la région de Paimpont, par F. FORGEARD et F. ROZE.
- Processus de colonisation des formations pionnières de la lande par quelques Arthropodes édaphiques, par P. TREHEN, S. BAILLOT et *Coll. Bull. Soc. Zool., de France*, 103, n° 3, 1978, 379-384.
- Influence du substrat sur la productivité primaire d'une lande armoricaine, par B. CLEMENT et J. TOUFFET. *C.R. Acad. Sc.*, 288, 1979, 1219-1222.
- Interception des précipitations et apport au sol d'éléments minéraux par les eaux de pluie et les pluviollessivats dans quelques landes armoricaines, par F. FORGEARD, J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET. *Bull. Ecol.*, 10, 1979, 29-41.
- Les premières phases de recolonisation végétale après incendie dans les pelouses et les landes de la région de Paimpont (35), par F. FORGEARD et J. TOUFFET. *Bull. Soc. Bot., Fr.*, 126 (4), 1979, 473-485.
- Ecologie de *Carabodes willmani* Bernini, 1975 (*Acari*, *Oribatei*) dans les formations pionnières de la lande armoricaine, par A. BELLIDO. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 16 (2), 1979, 195-218.

Données sur l'écologie d'un Hétéroptère Lygacidae d'une lande littorale armoricaine xérophile, par M.Th. OLLIVIER. *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 15, n° 2, 1979, 389-414.

Interception des précipitations et apport au sol d'éléments minéraux par les eaux de pluie et les pluviollessivats dans une hêtraie et dans quelques peuplements résineux en Bretagne, par F. FORGEARD, J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET. *Ann. Sci. forest.*, 37 (1), 1980, 53-71.

Vitesse de décomposition et évolution minérale des litières sous climat atlantique. I. Le hêtre et quelques conifères, par J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 1, n° 1, 1980, 3-26.

Vitesse de décomposition et évolution minérale des litières sous climat atlantique. II. Les principales espèces de landes de Bretagne (France), par J.C. GLOAGUEN, J. TOUFFET et F. FORGEARD. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 1, n° 3, 1980, 257-273.

Données écologiques sur quelques Aranéides d'une lande sèche armoricaine, par A. CANARD. *Rev. Arachnol.*, 2 (6), 1979, 303-312.

2. — THÈSES

1975

Éléments de la dynamique d'une population de *Paramittia* sp. *caranitia* Strenzke *affinis* (Dipt. Chironomidae) dans une formation pionnière de la lande armoricaine, par Y. DELETTRE. Thèse de Doct. de 3^e cycle, Rennes.

Étude des mécanismes Eco-Ethologiques de l'émergence chez quelques Diptères Chronomides et Sciarides des landes armoricaines, par S. BAILLOT. Thèse de Doct. de 3^e cycle, Rennes.

Étude morphologique et écologique de *Carabodes willmanni* Bernini, 1975 (*Acari, Oribatei*) dans une formation pionnière de la lande armoricaine, par A. BELLIDO. Thèse de Doct. de 3^e cycle, Rennes.

1976

Recherches écologiques sur les Orthoptères des zones d'inculture de basse altitude. Cas particulier de *Chrysocraon dispar*, par A. GUEGUEN. Thèse de Doct. de 3^e cycle, Rennes.

Stratégies démographiques des populations de Chironomides (*Diptera*) d'une mare semi-permanente du massif forestier de Paimpont, par J.P. DUCROTOY. Thèse de Doct. de 3^e cycle, Rennes.

1977

Recherches écologiques sur les Lépidoptères Hétérocères de la lande. Étude de la dynamique de population de *Lycophotia porphyrea* (Lep. Noctuidae), par C. DEBROISE. Doct. de 3^e cycle, Rennes.

L'écosystème-lande dans la région de Paimpont. Étude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux, par F. FORGEARD. Thèse de Doct. de 3^e cycle, Rennes.

Contribution à l'étude du régime alimentaire d'un phytophage domestique *Ovis aries* élevé en zone d'inculture : landes de l'Arrée, par C. RODDE. Thèse de Doct. de 3^e cycle, Rennes.

1978

Contribution à l'étude phytoécologique des Monts d'Arrée : Organisation et cartographie des biocénoses ; évolution et productivité des Landes, par B. CLEMENT. Thèse de Doct. de 3^e cycle, Rennes.

Recherches sur la répartition spatio-temporelle des peuplements en Carabiques (Col. *Carabidae*) en zone bocagère de l'Ouest, par D. DEVEAUX. Thèse de Doct. 3^e cycle, Rennes.

1979

Le régime alimentaire du lapin de garenne *Oryctolagus cuniculus* (L.), 1758 dans deux habitats contrastés : une lande bretonne et un domaine de l'Île-de-France, par J.L. CHAPUIS. Thèse de Doct. de 3^e cycle, Rennes.

Étude du zone rurale marginale : les landes de Lanvaux. Analyse écologique et aménagement. Essai de mise au point d'une méthode d'étude des structures sur la commune de Plumelec, par A. GEORGES. Thèse de Doct. de 3^e cycle, Rennes.

1980

Contribution à l'étude du genre *Dactylis* dans le massif armoricain, par G. GUGNARD. Thèse de Doct. de 3^e cycle, Rennes.

Contribution à l'étude éco-éthologique du mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*), par J.M. REYMANN. Thèse de Doct. de 3^e cycle, Rennes.

3. — RAPPORTS INTERNES ET MÉMOIRES

- Présentation générale de la lande du Cap Fréhel, par le *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Doc. G.E.L.A., 1973, 13 pages.
- Rapport préliminaire à l'étude des sols de la lande du Cap Fréhel, par le *Laboratoire de Minéralogie et de Géotechnie*, Doc. G.E.L.A., 1973, 37 pages.
- La végétation de la lande du Cap Fréhel, par le *Laboratoire de Cryptogamie et d'Ecologie végétale*, Doc. G.E.L.A., 1973, 35 pages.
- Evolution annuelle de l'avifaune de différents types de landes armoricaines, par M.C. EYBERT, *Station Biologique de Paimpont*, Doc. G.E.L.A., 1973, 25 pages.
- Etude préliminaire de la démographie de quelques communes des landes de Lanvaux, par G. TARDIVO, *Centre d'Aménagement de Tours et Laboratoire de Géotechnie*, Doc. G.E.L.A., 1973, 47 pages.
- Etude écologique de Diptères à larves éphémères des landes armoricaines, par S. BAILLOT et Y. DELETTRE, *Station Biologique de Paimpont*, Mém. D.E.A., 1973, pages.
- Peuplement en Carabiques (Coléoptères), par A. BEL-LIDO et D. DEVEAUX, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1973, 45 pages.
- Les incidences du feu sur les sols et la végétation de la forêt de Rennes, par M. BOULBIN, *Laboratoire de Cryptogamie et d'Ecologie végétale*, Mém. D.E.A., 1973, 75 pages, 10 tabl.
- Essai de détermination du régime alimentaire d'organismes graminivores à l'aide des phytolithes siliceux (cas particulier des Orthoptères), par A. CHEROUVIER, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1973, 70 pages.
- Peuplement lépidoptérologique. Etude préliminaire de la dynamique de la population de *Lycophotia porphyrea*, par C. DEBROISE, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1973, 40 pages.
- Etude éco-éthologique de quelques pollinisateurs de la lande armoricaine. Approche méthodologique, par A. DEYME, *Station Biologique de Paimpont*, Université Paris VI, Mém. D.E.A., 1973, 30 pages.
- Peuplement myrmécologique, par F. FOURNEL et J. LE DUCHAT D'AUBIGNY, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1973, 60 pages.
- Evolution annuelle de quelques groupes d'Invertébrés. Tentatives de mise au point d'un échantillonnage global et d'un appareil de tri polyvalent, par A. GEORGES, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1973, 40 pages.
- La teneur en éléments biogènes des végétaux des landes armoricaines, par le *Laboratoire de Cryptogamie et d'Ecologie végétale*, Doc. G.E.L.A., 1974, 23 pages.
- La végétation des landes des Monts d'Arrée. I. Etude orientée le long de quelques transects, par B. CLEMENT, J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET, *Laboratoire de Cryptogamie et d'Ecologie végétale*, Doc. G.E.L.A., 1974, 33 pages.
- Les landes littorales de Bretagne. I : Note de présentation des différents types de landes littorales, 45 pages; II : Etude détaillée et cartographie de trois secteurs, 58 pages, 12 cartes au 1/25 000; III : Définition de secteurs à protéger et cartographie, 10 pages, 1 carte au 1/100 000, par F. FORGEARD, *Laboratoire de Cryptogamie et d'Ecologie végétale*, Doc. G.E.L.A., 1974.
- Avifaune nidificatrice de différents types de landes armoricaines, par M.C. EYBERT, *Station Biologique de Paimpont*, Doc. G.E.L.A., 1974, 25 pages.
- La prise en compte des externalités positives par le système économique : l'exemple des landes armoricaines (sous-titré : Contribution à une intégration du système écologique et du système économique, par A. HARKAT, *Laboratoire d'Economie régionale*, Doc. G.E.L.A., 1974.
- Evolution annuelle du peuplement entomologique des ajoncs, par J. CHARTEL, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1974, 45 pages.
- La végétation des landes des Monts d'Arrée, par B. CLEMENT, *Laboratoire de Cryptogamie et d'Ecologie végétale*, Mém. D.E.A., 1974, 152 pages.
- Importance du peuplement homoptérologique et étude particulière de *Philaenus spumarius*, par C. FREZOUZ, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1974, 40 pages.
- Contribution à l'étude des landes armoricaines : les landes de Paimpont, par F. FORGEARD, *Laboratoire de Cryptogamie et d'Ecologie végétale*, Mém. D.E.A., 1974, 90 pages.
- Influence de l'action humaine sur la stabilité et l'évolution de la végétation dans les landes des Monts d'Arrée, par P. LE CORRE, Ingénieur Agronome, *Laboratoire de Cryptogamie et d'Ecologie végétale*, Mém. D.E.A., 1974, Option « Préservation et Aménagement du milieu naturel », 63 pages.
- Contribution à l'étude des landes de Lanvaux. Rôle de l'homme sur leur état actuel et perspective d'avenir,

- par LE THIEC, Ingénieur Agronome, *Laboratoire de Cryptogamie et d'Ecologie végétale*, Mém. D.E.A., 1974, Option « Préservation et Aménagement du milieu naturel », 61 pages, 1 carte.
- Impact d'un troupeau expérimental de moutons sur la lande des Monts d'Arrée, par C. RONDE, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1974, 90 pages.
- Contribution à l'étude des landes armoricaines : la végétation de la lande du Cap Fréhel, par J. TOUFFET, F. FORGARD et J.C. GLOAGUEN, *Laboratoire d'Ecologie végétale*, Mém. G.E.L.A., 1974, 35 p., 6 cartes.
- Etude sur la biomasse, la productivité et la phénologie de la floraison des landes mésophiles en Bretagne, par C. CERREZ, *Laboratoire d'Ecologie végétale*, Mém. D.E.A., 1974, 121 pages.
- Phénologie de la floraison et de la croissance de quelques plantes des landes armoricaines, par F. FORGARD et J. TOUFFET, *Laboratoire d'Ecologie végétale*, Doc. G.E.L.A., 1975, 33 pages.
- Les modèles de l'environnement, par A. HARKAT, *Laboratoire d'Economie rurale*, Doc. G.E.L.A., 1975.
- Contribution à l'étude du fonctionnement des landes de l'Arrée. Intérêt de l'analyse de distribution spatio-temporelle de quelques peuplements arthropodiens dans la compréhension des effets de versants, par G. BARNAUD, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1976.
- Contribution à l'étude du lapin de Garenne : *Oryctolagus cuniculus* (L. 1758) et particulièrement de son régime alimentaire, par J.L. CHAPUIS, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1976.
- Quelques aspects économiques et écologiques liés à l'agriculture dans l'aménagement des Monts d'Arrée — les prairies, par L. DONAL, Mém. D.A.A. « Préservation et Aménagement du Milieu naturel », 1976.
- Contribution à l'étude des Orthoptères des zones d'inculture : Etude d'une population de *Myrmeleotettix maculatus*, par G. DELAUNAY, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 42 pages, 1977.
- Typologie des cantons bretons à travers l'occupation du sol par les landes, par A. HARKAT, *Laboratoire d'Economie régionale*, Doc. G.E.L.A., 1978.
- Écologie de la pollinisation. I. L'Abeille domestique, agent pollinisateur, par J.L. MADEUR, *Station Biologique de Paimpont*, Mém. D.E.A., 1978.
- Contribution à l'étude du peuplement animal d'une zone pionnière de la lande, par L. RICHARD, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1978.
- Décomposition de cadavres de Micromammifères : problèmes méthodologiques relatifs à l'étude des processus de nécrophagie et d'enrichissement organique, par Ph. VERNON, Mém. D.E.A., 1978 *Station Biologique de Paimpont*.
- Contribution à l'étude spécifique et phénologique de quelques pelouses de la région de Paimpont, par P. BEAUVAIS, *Laboratoire d'Ecologie Végétale*, Mém. D.E.A., 1979.
- Détermination, stock et répartition au sol, viabilité des semences de quelques pelouses et landes bretonnes, par A. RIVIÈRE, *Laboratoire d'Ecologie végétale*, Mém. D.E.A., 1979.
- Le feu dans la région des Monts d'Arrée. Tentatives d'analyse objective du phénomène, par A. BOURDON, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. de fin d'Etudes, 1979, 175 pages.
- Etude des types de temps dans les Monts d'Arrée, par A. DOURENT, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. de fin d'Etudes, 1979, 175 pages.
- Contribution à l'étude du régime alimentaire d'un rongeur : le Mulot (*Apodemus sylvaticus* L. 1758) dans une lande incendiée en cours de recolonisation par la végétation, par A. BUTET, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1980.
- Contribution à l'étude de la dynamique de populations *Myrmeleotettix maculatus* (Orthopt., Acrididae). Importance de la phase édaphique et de la diversité stadiale, par M. LE BOUVIER, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1980.
- Variations du régime alimentaire de quelques espèces d'Acridiens en fonction du développement larvaire, par Mme E. GICQUEL, *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie*, Mém. D.E.A., 1980.
- Contribution à l'étude de l'impact d'épandage d'ordures ménagères broyées sur une lande xérophile. Etude expérimentale des Lombriciens, par LE BARBIER de BLIGNIÈRES François-Xavier — *Station Biologique de Paimpont*, Mém. D.E.A., 1980.
- Etude de quelques types d'interactions « abeille — milieu d'interface — bocage — zone d'inculture », par D. ROULIN, *Station Biologique de Paimpont*, Mém. D.E.A., 1980.
- Contribution à l'étude des mécanismes de colonisation des landes après incendie. Stratégie de la reproduction de *Molinia caerulea* et *Agrostis setacea*, par Ch. CORTES, *Laboratoire d'Ecologie végétale*, Mém. D.E.A., 1980.
- Etude de quelques formes d'azote de litières et de sols de la région de Paimpont par M. BOULMER, *Laboratoire d'Ecologie végétale*, Mém. D.E.A., 1980.
- Activité protéolytique et cellulolytique dans des sols et litières de la région de Paimpont par C. BOULMER, *Laboratoire d'Ecologie végétale*, Mém. D.E.A., 1980.
- Fonctionnement et contrôle des écosystèmes par J. TOUFFET, *Laboratoire d'Ecologie végétale*, ERA 798, ATP. 38.49. Rapport scientifique annuel. 15 pages, 1980.

HEATHLANDS AND MOORLANDS

An introduction to the Symposium

by C.H. GIMINGHAM

*Department of Botany,
University of Aberdeen, Scotland*

In recent years there has been much evidence of a renewal of interest in the ecology of west European heaths and moors. They have been the subject of publications from a number of different Countries, and considerable advances have been made in understanding heathland ecosystems. Nevertheless, much remains still to be accomplished, and it is particularly appropriate that this Symposium, held in a region lending itself to comparisons between the French and British heaths, should be devoted to the discussion of heathland and moorland ecology.

The topics to be covered are indicative of the numerous avenues of approach to the investigation of heathland ecology currently being followed in our two Countries. It would be difficult to provide a comprehensive overture to the whole of such a wide field of endeavour; this introduction will therefore be restricted mainly to providing some account of the development of British work, especially on the organization and dynamics of heath vegetation. The word 'heath' will be used to indicate vegetation in which trees and tall shrubs are sparse or lacking, while low shrubs, mainly ericoid in character, form a dominant stratum. Vegetation conforming to this description is to be found in many parts of the world, but in western Europe heaths and moors have contributed a very special element to the landscape, both at high and low altitudes. As a subject for research, the lowland heaths of Europe possess an

added interest in that, although composed entirely of naturally-occurring species, they apparently owe their origin and maintenance largely to human activity.

EARLY CONTRIBUTIONS TO HEATHLAND ECOLOGY

The last decade of the 19th century makes a convenient starting point from which to trace the development of British research on heathland vegetation. At this time, R. SMITH who worked at the University College of Dundee, Scotland, was engaged on the first systematic effort to survey and map British vegetation. (The stimulus for this work probably came from a visit he had made to Professor Flahault in Zurich). He developed a simple classificatory system for heaths and moors (among other vegetation types), based on their physiognomy and the use of dominant species. Before he had time to develop his ideas, however, he died at the early age of 26 and his work was continued by an older brother, W.G. SMITH. To him we owe an early landmark in heathland ecology, for in 1902 he published an extended review of P. GRAEBNER's (1901) classic work « Die Heide Norddeutschlands ». This review, entitled « The origin and development of heather moorland », drew the attention of British readers to GRAEBNER's important conclusions on

the subject and pointed out their relevance to the British Isles, especially the northern parts. In his short paper, SMITH laid a firm foundation for future investigations by correctly recognising the conditions of climate and soil "necessary for the development of heather moorland", and applying to Scotland the type of evidence used by Graebner to support the view that in Germany most heaths "had developed on sites of former forest". In fact he went further by laying stress on the role of man in the destruction of forests and their replacement by heath.

It is perhaps surprising that with such an impressive start the study of heath and moorland in Britain did not, for a number of years, progress faster. In 1911 TANSLEY included useful descriptive accounts of some English heaths, along with a section by W.G. SMITH on Scottish heaths and moors, in a small book on "Types of British Vegetation". By the time TANSLEY came to prepare his major work, "The British Islands and their Vegetation", published in 1939, some more descriptions of heath communities were available, of which those by SUMMERHAYES, COLE and WILLIAMS (1924) and HAINES (1926) relating to south-east English heaths are especially noteworthy. These enabled TANSLEY to give a fuller account than was possible in 1911, dividing up British heaths and moors under the following headings:

Lowland heath

Wet heath communities

Upland heath and heather moor

(Upland heath on sandy or gravelly soils with little peat was distinguished from heather moor on the deeper peats, but it was noted that there was little floristic difference between them).

A.S. WATT AND THE FOUR GROWTH PHASES OF *CALLUNA*

The next real stimulus to the development of heathland ecology came, however, with the work of A.S. WATT, who opened up the investigation both of community organization and soil-vegetation relation-

ships. Himself much influenced by TANSLEY, WATT's major contribution was to make detailed observations on the morphological development of individual bushes of the main dominant, *Calluna vulgaris*, throughout its life span, and to apply the concept of four 'phases' which he had earlier used in interpreting the growth of clones of *Pteridium aquilinum*. He showed that, when growing in favourable habitats, the individual *Calluna* plant passes through recognisable growth phases, although the passage from one to the next is a gradual process (WATT, 1955).

Young plants, having an almost pyramidal shape, were described as belonging to the *Pioneer* phase. By the time they are 5 or 6 years old, the outline of the bush becomes more hemispherical, and the plant enters the *Building* phase when growth is vigorous and the canopy becomes dense. This phase may last until the plant is 15 years or more in age, having reached a height of over 0.5 m and a diameter sometimes rather greater. In the subsequent *Mature* phase, peripheral growth is less and a gap starts to form in the centre as the older frame-branches begin to collapse sideways. By the time the plant is well over 25 years old it has usually reached the *Degenerate* phase, when many of the central branches are dead. Normally the whole bush dies before reaching 40 years of age.

From field studies, WATT showed that the competitive effects of *Calluna* on other species vary markedly throughout this sequence of phases. Hence, on any one spot occupied by *Calluna*, as the plant progresses through the sequence the opportunities for other species to co-exist on the patch change. With the formation of a gap in the centre of a degenerate bush, other species may occupy the patch for an extended period. The possibility exists for *Calluna* eventually to recolonize the same site, setting up a cycle (WATT, 1947), although other successional trends such as invasion by tree species may be observed. The important point, however, is that in an uneven-aged stand of *Calluna* the community structure is one of a mosaic of patches, each representing a different phase in the sequence, depending on the

age of the plant there. WATT was able to interpret other types of heathland community along similar lines, even where (as at high altitudes) *Calluna* does not have a finite life-span but extends vegetatively in the form of a mat, continually growing into its own wind-shadow (WATT, 1947). The organization of the community is then in the form of bands of vegetation moving slowly in the direction of the prevailing wind and again giving rise to a cyclical system of occupancy of each patch of ground

MANAGEMENT OF HEATHLAND BY BURNING

The significance of this interpretation lies in the insight it gave into the mechanisms of the organization of *Calluna* communities, even where (as so often) they fail to show the mosaic of patches just mentioned. Throughout most of upland Britain it is a striking feature of heathland vegetation that, instead of an intense pattern, the structure is one of uniform, even-aged stands of strongly dominant *Calluna*, usually in the building phase. The reason for this is that the greater part of the heathland area is systematically managed for herbivore production, normally by the use of fire. Following a fire, *Calluna* regenerates readily, both vegetatively (if the plants were not too old before burning) and from seed, and the resulting stand is composed of individuals of uniform age. Where regeneration is largely vegetative the pioneer phase is scarcely represented, and within a very few years complete cover has been formed and the whole stand shows the characteristics of the building phase. It resembles some aspects of pure stands of crop plants, being highly competitive and excluding all but a very small number of associated species. Before the *Calluna* shows signs of entering the mature phase (i.e. once the plants are between 20 and 30 cm tall), it is normally burnt again, because the value of the stand for herbivores declines rapidly at this stage. The desired frequency of burning is therefore normally once in 10-15 years.

In the past, heaths were managed chiefly to provide grazing for cattle and sheep. Smith's view that

forest clearance by early settlers was responsible for the origin of most lowland heaths has been amply confirmed by pollen analysis of peats in many parts of the west European heathland region (e.g. IVERSEN, 1941, 1949; GODWIN, 1944). On acid soils, heath replaced the forest, and this change has been brought about at many different times, from the late Neolithic period onwards. At first, clearance was often only temporary and the forest reinvaded, but the open areas provided valuable grazing land and steps were taken to prevent the return of trees. Management by burning therefore has a long history. In Britain, from the late 18th Century heathlands were devoted almost exclusively to sheep and from this time onwards a regular cycle of 10-12 years between fires has been normal practice (GIMINGHAM, 1971 a). More recently, the native Red Grouse (*Lagopus l. scoticus*) has come into prominence for sporting purposes. *Calluna* shoots provide an even larger proportion of the diet of Grouse than of hill sheep, and therefore for Grouse heathland requires the same type of management as for sheep or cattle. While hill sheep farming still prevails on some heaths and others are maintained exclusively as "grouse moors", many are used for both purposes. In all cases it is advised that burning should be carried out in relatively small strips or blocks. Within each block the stand is even-aged, but blocks burnt in different years lie side by side, creating a distinctive pattern in the landscape.

This system of management is closely geared to the phasic 'behaviour' of *Calluna*, the understanding of which has made possible the formulation of a series of guidelines to improve burning practice (Muirburn Working Party, 1977). At the same time, it has been a major concern of recent work at Aberdeen University Botany Department, the Hill Farming Research Organization at Edinburgh and the Banchory Research Station of the Institute of Terrestrial Ecology, to investigate the ecological effects of this combination of burning and grazing on heathland ecosystems. The factors determining fire temperature have been examined, and the consequences of abnormally high temperatures in terms of nutrient loss in smoke considered. The effects of fire temperature,

and its interaction with age of stand at the time of burning, upon the ability of *Calluna* to regenerate vegetatively and from seed have been studied, and currently (LEGG, this symposium) there are attempts to construct models of the post-fire plant succession. Because of its importance as a source of food for herbivores, and as a good example of low shrub vegetation, primary production in various types of heathland community has been investigated and models constructed of transfer processes of dry weight between the various components of the ecosystem (CHAPMAN & WEBB, 1978). In these and other ways, recent work has followed the lead given by A.S. WATT in directing attention to the mechanics of community organization.

PHYTOSOCIOLOGY OF BRITISH HEATHS AND MOORS

Another aspect of the study of heaths and moors, that of their phytosociology, was one to which for many years British workers gave rather little attention, in contrast to several of their colleagues in Countries on the European Continent. This was partly due to historical factors, not least the influence of Tansley, but also to the great heterogeneity of British vegetation and the many modifications due to the influence of man. However, in recent years there have been determined efforts to analyse British plant communities in ways compatible with the European phytosociological systems. One of the first to include a treatment of heath communities of this type was that of McVEAN and RATCLIFFE (1962) in "The Plant Communities of the Scottish Highlands", which has been followed by an account of the Lowlands and Southern Uplands of Scotland by BIRSE (1976). BRIDGEWATER (1970) carried out a comprehensive phytosociological survey of British heaths, and his conclusions are followed in part by SHIMWELL (1975) who recognises four major groupings:

- Myrtilion* (northern)
- Pohlio-Callunion* (central)
- Calluno-Genistion* (southern)
- Ulicion* (southern, eu-oceanic and oceanic)

(The *Pohlio-Callunion* is regarded as a highly modified heath community, being located in the most heavily industrialized part of the Country).

Clearly the heaths of western Europe constitute a complex continuum and this is not the place to enter into details of their classification. It has been shown, however, that the relationships between British and Continental heaths can be effectively investigated by using phytosociological techniques, and that the plant geographical aspects of the heathland flora are also of great interest (BOCHER, 1943; DE SMIDT, 1967).

CONSERVATION

In conclusion, mention should be made of the fact that heathland vegetation is fast disappearing in many parts of western Europe. It is a matter of very immediate concern that adequate examples of the various types should be conserved. Because most heathlands owe their origin to human activity and are potentially dynamic communities, conservation demands active management (Gimingham, 1971 b). Existing forms of management, however, are not entirely suitable since their objective is to produce uniform stands of *Calluna* in its most exclusive phase. Management for conservation purposes will therefore have to devise means of preventing invasion of trees and shrubs, while encouraging the development of uneven-aged, patchy stands of *Calluna* and other species.

REFERENCES

- BIRSE (E.L.), 1976. — *Plant Communities and Soils of the Lowlands and Southern Upland Regions of Scotland*. Macaulay Institute for Soil Research, Aberdeen, 226 pp.
- BOCHER (T.W.), 1943. — Studies on the plant geography of the North-Atlantic heath formation. II Danish dwarf shrub communities in relation to those of Northern Europe. *Biol. Skr.*, 2, 1-129.

- BRIDGEWATER (P.), 1970. — *Phytosociology and Community Boundaries of the British Heath Formation*. Unpublished thesis, University of Durham, 199 pp.
- CHAPMAN (S.B.) & WEBB (N.R.), 1978. — The productivity of *Calluna* heathland in southern England. *Production Ecology of Some British Moors and Montane Grasslands*. (Eds. Heal, O.W. & Perkins, D.F.), pp. 247-62. Springer, Berlin.
- DE SMIDT (J.T.), 1967. — Phytogeographical relations in the North West European heath. *Acta Bot. Neerl.*, **15**, 630-647.
- GIMINGHAM (C.H.), 1971 a. — British heathland ecosystems: the outcome of many years of management by fire. *Proc. Annu. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.*, **10**, 293-321.
- GIMINGHAM (C.H.), 1971 b. — *Calluna* heathlands: use and conservation in the light of some ecological effects of management. *Scientific Management of Plant and Animal Communities for Conservation* (Eds. Duffey, E.A.G. & Watt, A.S.), pp. 91-103. Blackwell, Oxford.
- GODWIN (H.), 1944. — Neolithic forest clearances. *Nature*, London, **153**, 511.
- GRAEBNER (P.), 1901. — *Die Heide Norddeutschlands*. Die Vegetation der Erde, Vol. 5). Engelmann, Leipzig, 277 pp.
- HAINES (F.M.), 1926. — A soil survey of Hindhead Common. *J. Ecol.*, **14**, 33-71.
- IVERSEN (J.), 1941. — Landnam i Danmarks Stenalder. *Dan. Geol. Unders.*, Raekke 2, **66**, 1-67.
- IVERSEN (J.), 1949. — The influence of prehistoric man on soil fertility. *Dan. Geol. Unders.*, Raekke 4, **6**, 1-25.
- MCVEAN (D.N.) & RATCLIFFE (D.A.), 1962. — *Plant Communities of the Scottish Highlands*. H.M.S.O., London 445 pp.
- MUIRBURN WORKING PARTY (1977). — *Guide to Good Muirburn Practice*. H.M.S.O., London, 44 pp.
- SHIMWELL (D.W.), 1975. — Man-induced changes in the heathland vegetation of central England. *Colloques Phytosociologiques, II. La végétation des landes d'Europe Occidentale* (Ed. Géhu, J.M.), pp. 59-71. Cramer, Vaduz.
- SMITH (W.G.), 1902. — The origin and development of heather moorland. *Scott. Geogr. mag.*, **18**, 587-597.
- SUMMERHAYES (V.S.), COLE (L.W.) & WILLIAMS (P.H.), 1924. — Studies on the ecology of English heaths, I. *J. Ecol.*, **12**, 287-306.
- TANSLEY (A.G.) (Ed.), 1911. — *Types of British Vegetation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- TANSLEY (A.G.), 1939. — *The British Islands and their Vegetation*. Cambridge University Press, Cambridge, 930 pp.
- WATT (A.S.), 1947. — Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, **35**, 1-22.
- WATT (A.S.), 1955. — Bracken versus heather, a study in plant sociology. *J. Ecol.*, **43**, 490-506.

LES SOLS DE LANDE SUR SCHISTES POURPRES DE LA RÉGION DE PAIMPONT

par Jacques ESTEOULE, Jean GUYADER et Alain JIGOREL

Laboratoire de Génie Civil, Minéralogie et Géotechnique,
Institut National des Sciences Appliquées
20, Avenue des Buttes de Coësmes, 35043 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

Les sols de landes de la région de Paimpont établis sur les schistes pourprés cambriens se répartissent, suivant la pente en :

- lithosols et rankers, de sommet
- sols bruns acides humifères, de mi-pente
- sols peu évolués d'apport à caractères de sols bruns acides, en bas de pente.

La topographie accusée liée au caractère peu altérable de la roche mère, la pauvreté en cations des schistes pourprés et les incendies répétés ne permettent que le développement de la lande et s'opposent à l'approfondissement des sols.

ABSTRACT

According to topography, the heathland soils of Paimpont area established on cambrian "schistes pourprés" are :

- "lithosols" and "rankers", on the crests
- "sols bruns acides humifères", on middle-slope
- "sols peu évolués d'apport" which look like "sols bruns acides" in the lowest areas.

Hardness of topography, high resistance to weathering of parent rock, its low contents in cations and effects of fires, permit only heath growth and thinly developed profiles.

I. — CADRE GÉOLOGIQUE

Le massif forestier de Paimpont est situé sur la terminaison périclinale du synclinorium de Martigné-Ferchaud. Dans son extrémité Ouest, ce synclinorium présente quatre ondes synclinales dont l'orientation générale est Nord 110°. Le synclinal situé le plus au Nord, appelé synclinal de Guichen-Govent-Maxent forme le support du massif forestier (fig. 1).

Le plateau, relique de la chaîne hercynienne, dont l'altitude va de 150 m à l'Est à 240 m à l'Ouest domine la plaine briovérienne dont l'altitude ne dépasse pas 100 m.

Les formations briovériennes formées de schistes, grauwwacks et phyllades (dalles de Néant) contiennent des niveaux de poudingues interstratifiés : les poudingues de Gourin. L'ensemble est très plissé, en plis serrés d'orientation Est-Ouest.

Le plateau hercynien qui est en fait un synclinal plus ou moins complexe, est formé de schistes pourprés (Cambro-Trémadocien) et de grès armoricains (Arenigien). La roche qui constitue la formation des schistes pourprés, est en fait un grès à ciment pélique dans lequel s'est développée une schistosité fruste. Cette roche difficilement altérable forme fréquemment, sur les hauteurs, des éperons rocheux orientés Est-Ouest, caractéristiques de cette forma-

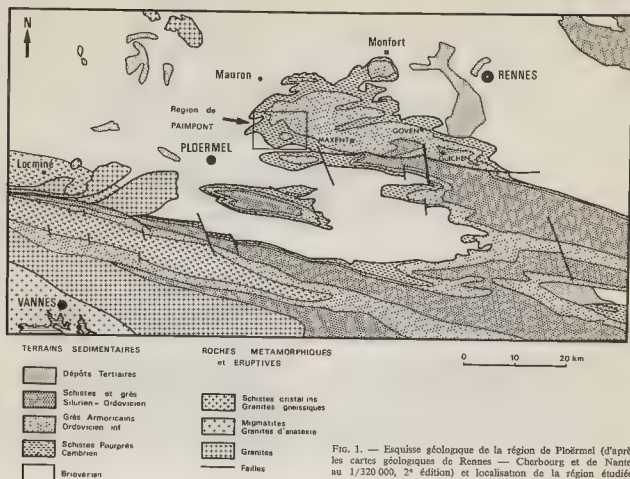


FIG. 1. — Esquisse géologique de la région de Ploërmel (d'après les cartes géologiques de Rennes — Cherbourg et de Nantes au 1/320 000, 2^e édition) et localisation de la région étudiée

tion dans la région. Les pentes étant importantes, les sols sont peu épais et l'érosion active. Les colluvions accumulées en bas de pente permettent localement un meilleur développement des sols. A l'inverse des schistes pourprés, les grès armoricains sont parfois altérés sur une grande épaisseur. Cette profondeur des formations meubles est propice à l'installation d'une végétation plus importante.

Les paysages varient en fonction de la nature du substratum. Si les cultures sont localisées sur les formations briovériennes, les landes à bruyères, à ajoncs et genêts dominent sur les schistes pourprés tandis que la forêt est généralement implantée sur le grès armoricain. Les schistes pourprés forment une ceinture de largeur variable autour du massif

forestier dont l'extension est fixée, très nettement dans sa partie Ouest, par la limite des grès armoricains.

Les zones étudiées dans la région de Paimpont se situent sur les Buttes de Tiot, le Roc Fermu et près de la station biologique de Paimpont (fig. 2). Dans tous les cas, le substratum est constitué par la formation des schistes pourprés particulièrement propices à l'installation de la lande.

La zone des Buttes de Tiot fait partie du flanc Sud du synclinal paléozoïque de Guichen-Goven-Maxent. Elle présente une pente raide de 350 m exposée au Sud. Plusieurs éperons rocheux qui culminent à 190 m d'altitude, jalonnent le sommet de la colline. La roche sous-jacente fait partie de la

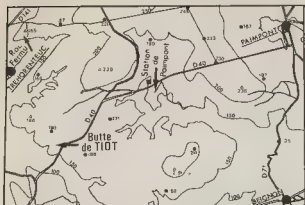


FIG. 2. — Localisation des stations étudiées →

formation des schistes pourprés : c'est en fait un grès à ciment ferrugineux et pélitique. Les bancs rocheux visibles au sommet de la butte ainsi qu'en bordure de la route, présentent une direction de Nord 100° à Nord 110° et un pendage moyen de 25° vers le Nord. Une schistosité, de direction sub-parallèle à la stratification mais présentant un pendage de 70° vers le Sud, s'est développée dans ces schistes pourprés. L'intersection de la stratification et de la schistosité provoque un découpage « en escalier » de la masse rocheuse qui confère au paysage une allure très caractéristique (fig. 3). L'érosion étant très active, des colluvions s'accumulent sur

II. — DESCRIPTION DE LA TOPOSÉQUENCE DES BUTTES DE TIOT

La toposéquence des Buttes de Tiot se divise en trois zones : le sommet, la pente et le bas de pente.

— Au sommet l'intersection de la schistosité et de la stratification délimite des compartiments dans lesquels l'épaisseur des formations meubles est variable. Cette mosaïque d'aires est colonisée suivant la profondeur du sol par des groupements végétaux différents, plus ou moins développés : ils vont de la pelouse xérophile à graminées à de la lande mésophile à ajoncs.

— Le long de la pente raide qui constitue le versant, les sols peu profonds alternent avec la roche nue. Ils portent une maigre végétation de graminées, de mousses et de lichens.

— En bas de pente, les sols sont plus profonds. Ils sont développés dans les colluvions épaisses. La végétation est plus haute et plus variée. On y trouve des fougères et des landes hautes à *Ulex europaeus*. Parfois, il se manifeste une tendance spontanée au boisement avec l'apparition de jeunes pins et de bouleaux.

La prospection pédologique systématique de cette pente permet de différencier trois assemblages de sols en rapport avec ces zones :

— Sols bruns acides humifères et rankers dans la partie haute;

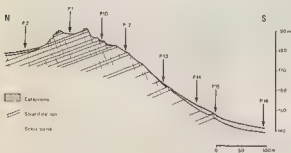


FIG. 3. — Coupe schématique des buttes de Tiot localisant les profils étudiés en fonction de la topographie et indiquant les principales caractéristiques structurales (schistosité et stratification)

- Rankers d'érosion dans la partie médiane;
- Sols bruns acides sur colluvions du bas de pente.

II_A. LES RANKERS D'ÉROSION.

Ils sont représentés par les profils P 1, P 12 et P 13 (fig. 4). Leurs caractéristiques essentielles découlent du rajeunissement périodique des profils pédologiques par ablation des couches superficielles.

Du point de vue morphologique, les profils sont du type A₁/R : l'horizon organique meuble A₁ repose directement sur la roche R encore saine. L'épaisseur de l'horizon A₁ peut varier de zéro à une trentaine de centimètres.

Le type d'humus se rattache aux mulls acides, avec une structure particulaire ou grumeleuse très faiblement exprimée, friable, mais non pulvérulente comme celle d'un moder à l'état sec.

1. Description des profils (fig. 4)

a) Profil P 1.

Sol : Ranker d'érosion à mull acide.

Topographie : Sommet de la butte, petit replat formé par les dalles en place.

Végétation : Lande sèche, rase, à bruyères et graminées.

A₁₁ 0-4 cm : Horizon très organique, brun très sombre 10 YR 2/2.

Structure particulaire meuble; texture limoneuse; enracinement dense; limite inférieure distincte et régulière.

A₁₂ 4-21 cm : Horizon encore organique, brun 10 YR 5/3.

Structure particulaire, meuble à l'état humide; massive et friable à l'état sec; texture limonosableuse. Présence de tâches rouille de redistribution de fer. Enracinement moyen, quelques traces de vers. Limite inférieure tranchée.

R : Dalles de schistes pourprés non altérées.

b) Profil P 12.

Sol : Ranker d'érosion à mull acide.

Topographie : Pente forte 25 %, régulière, bancs de grès apparents.

Végétation : Lichens, Mousses, Graminées.

A₁₁ 0-3 cm : Horizon organique brun sombre 7,5 YR 3/2.

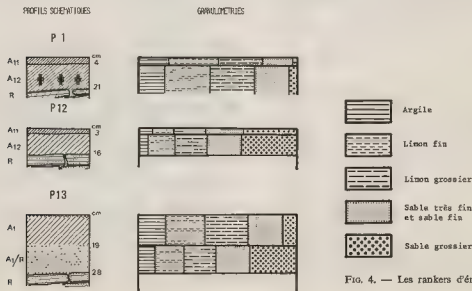


FIG. 4. — Les rankers d'érosion

Texture limonosableuse; petits graviers. Structure grumeleuse peu développée. Bon enracinement. Limite inférieure distincte et régulière.

A₁₀ 3-16 cm : Horizon encore organique, gris rouge sombre 5 YR 3/3

Texture sablo-limoneuse avec nombreux graviers de schiste. Structure particulaire fine. Bon enracinement, terniers de vers.

R : Schistes pourprés en place.

c) Profil P 13.

Sol : Ranker d'érosion à mull acide.

Topographie : mi pente, forte déclivité 25 %.

Végétation : pelouse, lande brûlée.

A₁ 0-19 cm : Horizon organique, légèrement plus foncé en surface 5 YR 3/2.

Texture limonosableuse. Structure particulaire, meuble. Bon enracinement, limite inférieure progressive.

A₁/R 19-28 cm : Horizon encore organique, brun rouge sombre 5 YR 3/3.

Texture graveleuse, structure particulaire, friable. Bon enracinement, humidité marquée à la base. Limite inférieure tranchée.

R : Schistes pourprés.

2. Caractères analytiques.

a) Granulométrie (fig. 4 et tableau I).

Les textures de la terre fine se répartissent dans la classe des limons argilo-sableux. La proportion plus ou moins forte d'éléments grossiers — sables grossiers et graviers — dépend du degré d'altération et de fragmentation de la roche mère.

b) pH (tableau I).

Les pH enregistrés varient très peu d'un sol à l'autre. Les pH eau sont situés entre 4,5 et 4,7 pour les trois profils; les valeurs des pH KCl, plus basses d'environ une unité indiquent une forte désaturation.

c) Complexe absorbant (tableau I).

La capacité d'échange totale varie surtout en fonction du taux de matière organique. Les valeurs moyennes sont faibles, et se situent aux environs de 12 meq pour 100 g de sol.

La somme des cations échangeables traduit la pauvreté du complexe d'altération, avec un taux de magnésium égal au taux de calcium et une nette déficience en potassium (0,03 meq/100 g).

Le taux de saturation du complexe absorbant peut s'abaisser jusqu'à 3,3 % dans les rankers du sommet de la butte. Il atteint au maximum 8,5 % lorsque les sols sont situés plus bas sur le versant et alimentés par la circulation oblique des eaux de drainage.

d) Nature des minéraux argileux.

La fraction inférieure à 2 μ contient très peu de minéraux phylliteux. Outre une faible quantité d'argile micacée, vraisemblablement héritée de la roche mère, les échantillons P 1 et P 13 renferment un complexe à 14 Å composé de vermiculite des sols et de chlorite. L'échantillon P 12 ne contient que de l'argile micacée.

e) Matière organique (tableau I).

Le taux de matière organique est variable; souvent élevé dans les premiers centimètres, il s'abaisse très vite vers des valeurs moyennes de 3 à 5 % dans le reste du profil. Le rapport C/N bas, compris entre 10 et 12, est caractéristique de l'humus mull. Il traduit une assez bonne activité biologique du sol.

En résumé, c'est essentiellement la topographie qui conditionne l'existence des rankers d'érosion à mull acide. Une pente trop accentuée conduit au décapage de la roche comme le prouvent les nombreux pointements rocheux. Les pentes douces par contre portent des sols profonds alimentés par le colluvionnement. Les rankers d'érosion résultent en fait d'un équilibre précaire entre les apports et les dépôts dus à l'érosion, le renouvellement du sol ne

TABLEAU I
Données analytiques des rankers d'érosion

DONNEES ANALYTIQUES DU PROFIL P 1 (Buttes de Tiot)

	FRACTIONS GRANULOMETRIQUES					MATIERES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
P1-1	19,77	30,67	27,95	18,57	3,04	15,2	7,58	0,67	11,3	4,5	3,4
P1-2	16,66	28,13	28,18	22,01	5,02	3,7	1,84	0,19	9,7	4,5	3,7

	CATIONS ECHANGEABLES (mEq/100 g)					COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	Al	S	T	V
P1-1	0,76	0,73	0,10	0,14		1,73	33,5	5,2
P1-2	0,15	0,13	0,03	0,09		0,40	12,0	3,3

DONNEES ANALYTIQUES DU PROFIL P 12 (Buttes de Tiot)

	FRACTIONS GRANULOMETRIQUES					MATIERES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
P12-1	6,65	12,93	20,05	23,53	34,84	8,9	4,44	0,37	11,8	4,6	3,3
P12-2	6,00	17,99	17,99	20,59	35,22	5,6	2,78	0,27	10,1	4,7	3,8

	CATIONS ECHANGEABLES (mEq/100 g)					COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	Al	S	T	V
P12-1	0,44	0,40	0,07	0,08	-	0,99	14,38	6,9
P12-2	0,17	0,16	0,03	0,07	-	0,43	13,88	3,1

DONNEES ANALYTIQUES DU PROFIL P 13 (Buttes de Tiot)

	FRACTIONS GRANULOMETRIQUES					MATIERES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
P13-1	17,48	24,24	27,26	22,48	8,54	5,0	2,51	0,21	12,0	4,6	3,7
P13-2	10,44	18,02	19,29	21,19	31,06	2,8	1,38	-	-	4,7	3,9

	CATIONS ECHANGEABLES (mEq/100 g)					COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	Al	S	T	V
P13-1	0,44	0,29	0,04	0,12	-	0,89	10,50	8,5
P13-2	0,35	0,21	0,03	0,08	-	0,67	8,25	8,1

pouvant pas provenir de l'approfondissement du profil en raison du caractère peu altérable de la roche mère.

II_B. LES SOLS BRUNS ACIDES HUMIFÈRES.

Ils sont représentés par les profils P 2 et P 10. Bien que situés en position topographique haute, ces profils sont protégés des phénomènes de rajeunissement par érosion, qu'ils se situent sur un versant doux comme le profil P 2, ou que les matériaux meubles aient été piégés dans un creux de la roche mère comme le profil P 10.

Morphologiquement, ces sols comprennent trois horizons. Sous l'horizon humifère A, se développe un horizon d'altération mécanique et chimique (B). La transition, très progressive, permet de distinguer entre eux un horizon A₁ (B) alliant leurs caractères principaux.

L'humus s'apparente aux moders, avec une structure nettement particulière. La structure de l'horizon (B) est faiblement polyédrique.

1. Description des profils (fig. 5).

a) Profil P 10.

Sol : brun acide humifère sur matériau résiduel.

Topographie : haut de pente, découpage de la roche « en escalier ».

Végétation : lande haute à *Ulex europaeus*.

A₁₁ 0-3 cm : Horizon superficiel très humifère noir 5 YR 1/1.

Texture limonosableuse. Structure particulière meuble. Bon enracinement. Limite inférieure distincte et régulière.

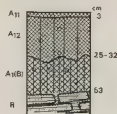
A₁₂ 3-25/32 cm : Horizon organique, brun rouge sombre 5 YR 3/2.

Texture limonosableuse. Présence de graviers et cailloux. Structure particulière plus compacte, friable. Bon enracinement. Limite inférieure progressive.

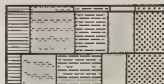
A₁ (B) 25/32-53 cm : Horizon minéral gris rouge sombre 5 YR 4/2.

PROFILS SCHÉMATIQUES

P 10



GRAVILLOPÉTRIES



P 2

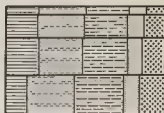
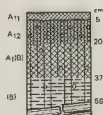


FIG. 5. — Les sols bruns acides humifères

Texture limonosableuse. Structure polyédrique fine peu développée. Enracinement plus faible. Horizon plus frais.

R : Schistes pourprés en place.

b) Profil P 2.

Sol brun acide humifère sur matériau résiduel.

Topographie : pente douce partant du sommet de la butte.

Végétation : lande haute à *Ulex europaeus*.

A₁₁ 0 à 5 cm : Horizon superficiel humifère, de couleur brun noir (7,5 YR 3/2).

Structure particulière meuble. Texture limonosableuse. Enracinement dense. Limite inférieure distincte et régulière.

A₁₂ 5 à 20 cm : Horizon humifère de couleur brun foncé (5 YR 4/3).

Structure particulière à très faiblement polyédrique, plus compacte. Texture limonosableuse, présence de cailloux et graviers. Bon enracinement, Limite progressive.

A₁ (B) 20-37 cm : Horizon encore humifère, brun (7,5 YR 4/4).

Structure polyédrique faiblement développée, compacte. Texture limonosableuse, quelques cailloux et graviers. Bon enracinement. Limite progressive, régulière.

(B) 37 à 58 cm : Horizon de couleur brune (7,5 YR 5/4).

Structure faiblement polyédrique, compacte. Texture limonosableuse, cailloux et graviers. Enracinement faible. Limite inférieure tranchée avec les schistes pourprés.

2. Caractères analytiques.

a) Granulométrie (fig. 5 et tableau II).

Au sein de chacun des deux profils, la texture est assez homogène. Le taux d'argile diminue un peu en (B) tandis qu'augmente la fraction grossière.

b) pH (tableau II).

L'acidification des horizons organiques de surface est nette, avec des valeurs de pH eau atteignant 4. Ces chiffres augmentent légèrement en profondeur, pour rejoindre les valeurs caractéristiques du matériau fraîchement altéré, déterminées lors de l'étude des rankers d'érosion.

c) Complexe absorbant (tableau II).

La capacité d'échange varie avec le taux de matière organique. Elle atteint des valeurs de l'ordre de 38 meq/100 g de sol en surface. Dans l'horizon (B) de P 2, elle rejoint, avec 10 meq/100 g de sol, les valeurs observées dans les horizons peu évolués des rankers.

Le déséquilibre des proportions entre les cations échangeables s'accroît, avec un taux de magnésium qui devient nettement supérieur au taux de calcium, et une déficience extrême en potassium.

Le taux de saturation reste très bas, entre 3,5 % et 2 % au-dessous de l'horizon de surface. L'aluminium échangeable sature vraisemblablement une part du complexe de ces sols.

d) Nature des minéraux argileux.

La fraction phylliteuse, inférieure à 2 μ , contient très peu de minéraux argileux, mais on peut noter une évolution intéressante de leur nature. Dans l'horizon A₁₂, l'assemblage des minéraux argileux est constitué par des argiles micacées associées à un complexe interstratifié à 14 Å essentiellement constitué par de la vermiculite des sols et des édifices interstratifiés mica-vermiculite. Après chauffage à 550 °C, la réflexion à 14 Å de la chlorite est entièrement effacée (horizon A₁₂ du profil P.10) ou subsiste discrètement (horizon A₁ (B) du profil P 2). Par contre, dans les horizons les plus profonds (horizon A₁ (B) du profil P 10 et (B) du profil P 2), à côté de l'association argile micacée et vermiculite des sols apparaît la chlorite dont la réflexion à 14 Å subsiste après chauffage à 550 °C. Cette chlorite est évidemment secondaire et alumineuse.

e) Matière organique (tableau II).

Le taux de matière organique important en surface, de l'ordre de 15 à 20 %, ne décroît que lentement en profondeur.

Les valeurs du rapport C/N sont moyennement élevées; comprises entre 13 et 16, elles passent par un maximum en A₁₂. Elles sont caractéristiques d'un humus de type mull acide ou moder.

f) Sesquioxydes libres (tableau II).

La caractérisation des sols a été complétée par l'analyse des sesquioxydes libres. Les teneurs maximales se situent aussi bien pour le fer que pour l'aluminium dans l'horizon A₁₂. Malgré une diminution régulière dans les horizons sous-jacents, ce taux très élevé, est en rapport avec la richesse en fer et en aluminium du ciment des schistes pourprés.

En résumé, du fait de leur résistance aux phénomènes d'érosion, ces sols présentent l'évolution pédologique la plus poussée de la séquence. Si morphologiquement et analytiquement, ils sont à placer parmi les sols brunifiés, quelques indices tendent à

TABLEAU II

Données analytiques des sols bruns acides humifères

DONNÉES ANALYTIQUES DU PROFIL P 2 (Buttes de Tiot)

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
P2-1	20,65	30,01	25,18	11,08	12,10	16,1	8,05	0,70	11,5	4,3	3,5
P2-2	19,85	29,06	27,29	10,05	13,75	8,7	4,33	0,28	15,5	4,6	3,7
P2-3	20,44	27,67	27,94	9,34	14,71	4,8	2,40	0,18	13,1	4,7	4,0
P2-4	13,26	30,19	29,71	10,23	16,61					4,8	4,1

	CATIONS ÉCHANGEABLES (mEq/100 g)					COMPLEXE ABSORBANT			SESQUIOXYDES LIBRES	
	Ca	Mg	K	Na	Al	S	T	V	Fe ₂ O ₃ %	Al ₂ O ₃ %
P2-1	0,96	1,66	0,14	0,19	—	2,95	32,75	9,0	1,77	0,80
P2-2	0,14	0,33	0,04	0,13	—	0,64	20,50	3,1	2,62	1,40
P2-3	0,08	0,16	0,03	0,10	—	0,37	13,38	2,8	2,42	1,12
P2-4	0,08	0,16	0,02	0,09	—	0,35	10,36	3,4	2,22	1,04

DONNÉES ANALYTIQUES DU PROFIL P 10 (Buttes de Tiot)

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
P10-1	15,08	27,79	22,46	16,26	18,94	19,4	9,70	0,68	14,2	4,0	2,5
P10-2	15,12	28,12	21,89	16,29	19,49	16,4	8,22	0,51	16,0	4,0	3,1
P10-3	9,72	22,80	28,48	14,59	24,41	—	—	—	—	4,4	3,6

	CATIONS ÉCHANGEABLES (mEq/100 g)					COMPLEXE ABSORBANT			SESQUIOXYDES LIBRES	
	Ca	Mg	K	Na	Al	S	T	V	Fe ₂ O ₃ %	Al ₂ O ₃ %
P10-1	0,58	0,82	0,05	0,20	—	1,65	38,75	4,3	0,67	1,30
P10-2	0,10	0,42	0,03	0,16	—	0,71	35,25	2,0	1,01	1,58
P10-3	0,06	0,17	0,02	0,09	—	0,34	17,00	2,0	1,27	2,29

en faire, aux limites de cette classe, une transition avec les sols bruns cryptopodzoliques. En effet, la gamme de pH très acide, est inférieure à celle définie pour les sols bruns acides modaux sur granite des Vosges (SOUCHIER, 1971), du Plateau de Millevaches (NYS, 1973) ou du Mont Aigoual (WAREMBOURG, LOSSAINT et BOTTNER, 1973). Cette gamme de pH se rapproche par contre de celle des sols bruns acides humifères étudiés par ces auteurs sur granite en pays de montagne, ou des sols bruns cryptopodzoliques du Mont-Cragou.

Les valeurs et l'évolution du rapport C/N peuvent par contre, être mises en parallèle avec ce que l'on observe dans les sols bruns cryptopodzoliques du Mont-Cragou. En effet, le C/N remonte légèrement dans l'horizon A₁ (B), ce qui souligne dans ces sols une accumulation d'acides fulviques complexants à ce niveau.

Les indices de redistribution apparente du fer et de l'aluminium définis par Souchier permettent d'estimer le degré d'évolution des sols :

$$K_{Al} = \frac{Al_B}{Al \frac{A+C}{A+C}} \quad K_{Fe} = \frac{Fe_B}{Fe \frac{A+C}{A+C}}$$

K_S : Coefficient de redistribution (aluminium ou fer)

Fe_B ou Al_B : Fer ou aluminium libre dans l'horizon (B)

Fe $\frac{A+C}{A+C}$ ou Al $\frac{A+C}{A+C}$: Moyenne entre les taux de fer ou d'aluminium libre dans les horizons A et C.

En accord avec Souchier, ces indices peu différents de 1, indiquent qu'il ne se produit pas de redistribution de fer ou d'aluminium amorphe dans le profil. La pédogénèse semble donc orientée vers la brunification en dépit de l'humus agressif de surface.

II.C. LES SOLS BRUNS ACIDES SUR COLLUVIONS.

Ces sols (profils P 14, P 15 et P 16) intéressent le bas du versant des Buttes de Tiot. Les colluvions

plus ou moins épaisses adoucissent le relief et empiètent les aspérités du substratum.

La profondeur des sols varie entre 30 centimètres et plus d'un mètre.

1. Description des profils (fig. 6).

a) Profil P 14.

Sol : brun acide sur colluvions.

Topographie : pente modérée.

Végétation : pteridaie à ajoncs.

Autre caractéristique : nombreux terriers.

A₁ 0-20 cm : Horizon organique brun très sombre 10 YR 2/2.

Texture limono-sableuse, nombreux graviers. Structure particulière meuble. Enracinement dense. Limite inférieure distincte et régulière (couleur).

A₁ (B) 20-53 cm : Horizon moins organique brun sombre 10 YR 4/3.

Texture limono-sableuse, graviers. Structure particulière plus compacte, friable. Nombreux rhizomes de fougères à la limite supérieure. Enracinement moyen, très frais. Limite inférieure régulière et nette, marquée par quelques cailloux.

(B) C 53-94 cm : Horizon brun jaunâtre 10 YR 5/4.

Texture plus limoneuse, nombreux graviers. Structure polyédrique fine moyennement développée. Enracinement faible, nombreux terriers de lapins. Limite inférieure progressive.

C 94 cm et au-delà : Horizon de même nature que le précédent. Texture voisine de celle de l'horizon (B) C, plus graveleuse. Structure polyédrique un peu plus affirmée, compacité plus forte.

b) Profil P 15.

Sol : brun acide sur colluvions.

Topographie : ressaut de la pente, 20 %.

Végétation : lande haute, brûlée; bruyère et agrostis.

A₁ 0-21 cm : Horizon humifère de couleur brun noir 7,5 YR 3/2.

Texture limono-sableuse. Structure particulière meuble. Enracinement dense. Limite inférieure régulière, distincte.

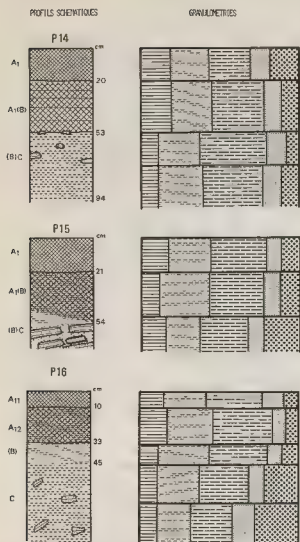


FIG. 6. — Les sols bruns acides sur colluvions.

A₁ (B) 21-54 cm : Horizon encore organique de couleur brun sombre 10 YR 3/3.

Texture moins argileuse, quelques graviers. Structure particulière meuble. Bon enracinement, limite inférieure distincte et régulière.

(B) C 53-94 cm : Horizon brun jaunâtre 10 YR 5/4.

Texture plus grossière, avec graviers nombreux. Structure massive, compacte et friable. Passage progressif au schiste en place.

c) Profil P 16.

Sol : brun acide sur colluvions.

Topographie : bas de pente (talus routier).

Végétation : lande haute brûlée, fougères et agrostis.

A₁₁ 0-10 cm : Horizon humifère, brun noir 10 YR 2/2. Texture limono-sableuse. Structure particulière meuble. Enracinement dense. Limite inférieure distincte et régulière.

A₁₂ 10-33 cm : Horizon moins organique brun jaunâtre 10 YR 3-4.

Texture limono-sableuse. Structure à tendance polyédrique peu exprimée. Enracinement dense. Limite inférieure progressive.

(B) 33-45 cm : Horizon minéral brun 10 YR 4/4.

Texture limono-sableuse. Structure polyédrique fine peu développée. Enracinement moyen. Limite inférieure progressive.

(C) 45 cm-100 cm et au-delà : Horizon minéral brun 10 YR 5/3.

Texture limono-sableuse, présence de graviers et cailloux. Structure polyédrique fine peu développée. Enracinement faible

2. Caractères analytiques.

a) Granulométrie (fig. 6, tableaux III et IV).

La texture, limono-sableuse, n'est pas fondamentalement différente de celle des autres sols de la séquence. Des fluctuations aléatoires des proportions d'argile ou de sable grossier, soulignent les différentes phases du colluvionnement.

b) pH (tableaux III et IV).

Comme dans les autres sols de la séquence, les horizons organiques superficiels sont toujours nettement plus acides que les horizons minéraux profonds. La gamme de pH est de quelques dixièmes plus élevée que celle des autres groupes de sol.

c) Complexe absorbant (tableaux III et IV).

La capacité totale d'échange et la somme des cations échangeables sont analogues à celles des

TABLEAU III
Données analytiques des sols bruns acide sur colluvions (profils P14 et P15)

DONNÉES ANALYTIQUES DU PROFIL P 14 (Buttes de Tiot)

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	LF	g	SP	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
P14-1	18,73	23,85	26,00	12,35	19,07	11,02	5,61	0,37	15,0	4,4	3,4
P14-2	18,96	25,40	32,52	10,56	12,56	6,1	3,07	0,13	23,0	4,6	3,9
P14-3	11,24	26,51	41,95	12,61	7,68	-	-	-	-	4,8	4,1
P14-4	11,13	27,79	36,28	12,73	12,07	-	-	-	-	4,9	4,1

	CATIONS ÉCHANGEABLES (méq/100 g)					COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	Al	S	T	V
P14-1	0,84	0,94	0,08	0,14	-	2,00	21,88	9,1
P14-2	0,20	0,22	0,02	0,11	-	0,55	13,63	4,0
P14-3	0,16	0,16	0,03	0,14	-	0,49	9,88	5,0
P14-4	0,12	0,17	0,02	0,10	-	0,41	8,25	5,0

DONNÉES ANALYTIQUES DU PROFIL P 15 (Buttes de Tiot)

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	LF	g	SP	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
P15-1	16,97	26,58	34,62	9,56	12,27	11,4	5,69	0,30	19,1	4,5	3,5
P15-2	11,65	31,02	34,50	10,21	12,62	6,0	3,00	0,21	14,5	5,0	4,2
P15-3	15,55	21,90	29,50	10,34	22,96	-	-	-	-	4,8	4,1

	CATIONS ÉCHANGEABLES (méq/100 g)					COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	Al	S	T	V
P15-1	0,22	0,52	0,04	0,16	-	0,94	22,75	4,13
P15-2	0,14	0,21	0,02	0,10	-	0,47	14,88	3,16
P15-3	0,20	0,17	0,02	0,08	-	0,47	10,38	4,35

TABLEAU IV

Données analytiques des sols bruns acides sur colluvions (profil P16).

DONNÉES ANALYTIQUES DU PROFIL P 16

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	No %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
P16-1	15,91	27,61	35,46	12,38	8,64	18,9	9,45	0,45	21,1	4,3	3,2
P16-2	17,68	28,87	37,81	7,87	7,77	5,0	2,54	0,18	14,2	4,6	3,8
P16-3	12,08	32,12	36,65	9,13	10,02	-	-	-	-	4,7	4,0
P16-4	11,53	25,90	31,67	10,03	20,87	-	-	-	-	4,6	3,8
P16-5	11,62	21,53	27,18	14,33	26,66	-	-	-	-	4,5	3,7

CATIONS ÉCHANGIABLES (mEq/100 g)				
Ca	Mg	K	Na	Al
0,67	2,34	0,09	0,24	-
0,32	0,32	0,05	0,21	-
0,15	0,21	0,03	0,21	-
0,21	0,32	0,03	0,15	-
0,27	0,29	0,02	0,12	-

COMPLEXE ADSORBANT		
S	T	V
3,34	27,75	12,0
0,90	13,75	6,5
0,60	7,88	7,6
0,71	7,25	9,8
0,70	7,25	9,7

autres sols de la séquence. Les valeurs du taux de saturation sont cependant légèrement plus élevées que dans les sols bruns acides humifères sur matériau résiduel.

d) Nature des minéraux argileux.

La fraction inférieure à 2 μ est relativement pauvre en minéraux argileux. Leur assemblage est constitué d'une argile micacée associée à un mélange de vermiculite des sols et de chlorite légèrement interstratifiées. Dans le profil P 14 par exemple, cet assemblage est relativement constant dans les différents horizons, ce qui souligne le peu d'évolution de la fraction minérale de ces sols colluviaux.

En résumé, du point de vue analytique, les différences entre les sols bruns acides humifères de la partie supérieure du transect, et les sols bruns acides sur colluvions du bas de pente sont assez ténues.

Les résultats concernant la matière organique, en particulier, ne semblent pas justifier la classification de ces sols en deux sous-groupes distincts. Il con-

vient toutefois de souligner la différence d'origine et de nature des fractions carbonées incorporées aux sols.

— Dans les sols bruns acides humifères, on assiste probablement à une évolution par humification de la litière et des racines mortes.

— Dans les sols colluviaux de bas de pente, une certaine proportion de matière carbonée, notamment sous forme de fines particules de charbon de bois est enfouie dans le sol lors des phases d'érosion et de colluvionnement intense qui se produisent après les incendies de la lande. Ceci explique les rapports C/N anormalement élevés pour des sols bruns acides, et la persistance d'un taux de carbone important dans les horizons profonds.

A première vue, les sols de bas de pente se comportent morphologiquement et analytiquement comme des sols bruns acides. Cependant, lorsque l'on considère leur mode de formation, on doit les placer parmi les sols peu évolués d'apport.

III. — DISCUSSION

L'étude pédologique des landes de la région de Paimpont a montré que les sols sur schistes pourprés sont peu développés et que leur équilibre est précaire. Schématiquement, on peut expliquer cet état de chose, par l'influence des facteurs topographiques, par la pauvreté originelle de la roche mère en bases et par l'activité anthropique. Si tous ces facteurs agissent effectivement pour leur propre compte, il n'en demeure pas moins qu'ils ne sont pas indépendants et que leur commun dénominateur est la nature même des schistes pourprés. Ces formations paléozoïques sont des formations continentales dont le caractère résiduel est très accusé; il en résulte une inaltérabilité relativement grande de ces roches. Ceci conditionne la position élevée de ces formations dans la topographie et les reliefs sont accusés car ils n'ont pu être adoucis par l'action conjuguée de l'altération et de l'érosion. La nature péltique jointe à la faible altérabilité de ces schistes ne permet pas à des zones d'ameublissement importantes de se développer. Les sols seront donc engorgés à la période humide du fait de l'imperméabilité de la roche sous-jacente et secs dès l'apparition de la période estivale. Tous les caractères des sols étudiés et le développement de la lande sont donc contrôlés par la nature même des schistes pourprés.

La topographie accusée des schistes pourprés, qui tranche par rapport à la plaine briovérienne, conditionne dans une large mesure, la nature des sols rencontrés.

— Dans les zones abruptes, soumises à l'érosion, les rankers ne peuvent évoluer par suite de l'ablation continue dont ils sont le siège. Ce phénomène est amplifié par les incendies fréquents dont ces landes, sans utilité économique autre que la chasse, font l'objet.

— Des sols bruns acides humifères peuvent se développer dans des ressauts « en marches d'escalier », résultant de l'intersection de la schistosité et de la stratification. La protection relative qui en

résulte permet à des sols bruns acides humifères de connaître un certain développement. Ce dernier est toujours limité par l'inaltérabilité de la roche mère qui empêche l'approfondissement du profil. De plus, la compacité de la roche mère fait que ces sols ne disposent pas d'une réserve en eau suffisante lors des chaleurs estivales, ce qui tend également à freiner le développement de la végétation.

— Enfin sur les colluvions de bas de pente s'établissent des sols bruns acides; leurs profils sont peu différenciés car ils sont sans cesse alimentés par les produits de l'érosion des sols situés en amont dans la topographie. Morphologiquement et analytiquement, ils sont peu différents des précédents, mais l'on ne doit pas se laisser abuser par ces considérations purement analytiques, car génétiquement ce sont des sols peu évolués d'apport. Les caractères des sols bruns acides humifères situés en amont se retrouvent bien évidemment sur toute l'étendue de ce profil d'accumulation. A cela s'ajoute une augmentation de la teneur en matière organique qui est due à l'incorporation, aux « horizons cumulés », de fines particules carbonées (résultant des brûlis sporadiques et incorporés aux sols lors des phases de colluvionnement consécutifs aux incendies).

Les schistes pourprés, contrairement aux schistes briovériens qui sont couverts de cultures et prairies et aux grès armoricains sur lesquels s'étend le massif forestier de Paimpont, ne peuvent porter que des landes. La pauvreté originelle en bases de la roche ne permet pas à la végétation de constituer un humus susceptible de donner des sols plus profonds, capables de porter une végétation forestière. Comme cela a déjà été dit, la pauvreté de la roche va de pair avec son inaltérabilité qui s'oppose également à ce que le profil s'approfondisse. En un mot, l'évolution des sols de lande sur schistes pourprés se trouve limitée du point de vue chimique par la pauvreté en bases qui donne des complexes totalement désaturés et du point de vue physique, par la dureté de la roche qui limite l'épaisseur du profil et enfin du point de vue hydrique par la faible épaisseur du sol reposant sur un substrat peu perméable. Ces sols désaturés, peu profonds, engorgés durant la mauvaise saison et secs durant la période estivale n'auto-

risent que le maigre développement d'une végétation de lande.

Outre la nature de la roche et la topographie, les facteurs humains renforcent les défauts naturels des sols par la dégradation de la végétation lors des incendies. La destruction périodique du couvert végétal entraîne en effet une accélération de l'érosion sur les pentes. Après chaque incendie, des matériaux viennent s'accumuler en bas de pente bloquant ainsi toute évolution de ces sols. Les fines particules de charbon de bois rencontrées sur toute la hauteur des profils de bas de pente sont les témoins des différentes phases d'érosion et de colluvionnement liées aux incendies.

En conclusion, les facteurs humains concourent donc, eux aussi, à empêcher l'évolution des sols et l'approfondissement des profils. Les sols sur schistes pourprés dans la région de Paimpont apparaissent comme fragiles et l'équilibre que réalise le couvert de lande demeure précaire. Le problème de leur amélioration, soit par mise en culture, soit pour l'exploitation forestière ne se pose pas : la seule préoccupation que l'on puisse avoir est leur conservation.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILLIOT (S.), 1975. — Etude des mécanismes éco-éthologique de *Carabodes willmanni Bernini* 1975 (Acari, Chironomides et Sciarides des landes armoricaines. Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université de Rennes.
- BELLIDO (A.), 1975. — Etude morphologique et écologique de *Carabodes Willmanni Bernini* 1975 (Acari, Oribatei) dans une formation pionnière de la lande armoricaine. Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université de Rennes.
- DELETTRE (Y.), 1975. — Eléments de la dynamique d'une population de *Parasmitta sp. carinata* Strenzke affinis (Diptera, Chironomidae) dans une formation pionnière de la lande armoricaine. Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université de Rennes.
- EYBERT (M.C.), 1972. — Contribution à l'étude de l'avifaune de la région de Paimpont. Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université de Rennes.
- FORGEARD (F.) et TOUFFET (J.), 1975. — Etude préliminaire de la floraison et de la croissance de quelques plantes des landes de la région de Paimpont. Doc. GELA, 33 p.
- FORGEARD (F.), 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université de Rennes.
- GUEGUEN (A.), 1976. — Recherches écologiques sur les orthoptères des zones d'inculture de basse altitude. Cas particulier de *Chrysochraon dispar* (Germ.). Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université de Rennes.
- NYS (C.), 1973. — Les sols du plateau de Millevaches. A.F.E.S., n° 4, p. 241-253.
- SOUCHIER (B.), 1971. — Evolution des sols sur roches cristallines à l'étage montagnard (Vosges). *Mém. Serv. Carte Géol. Als. Lorr.*, 33, 134 p., Strasbourg, 1971.
- WAREMBOURG (F.), LOSSAINT (P.) et BOTTNER (P.), 1973. — L'évolution des sols dans une séquence méditerranéo-montagnarde sur roche mère siliceuse. Massif du Mont-Aigoual. *Science du sol*, n° 1, 1973, p. 49-62.

ÉTUDE DES SOLS DE LA LANDE DU CAP FREHEL

par Janine ESTEOULE-CHOUX**, Jacques ESTEOULE*,
Jean GUYADER* et Alain JIGOREL*

** Laboratoire de Géologie G 4, Université de Rennes I

* Laboratoire de Minéralogie et Géotechnique, INSA Rennes

RÉSUMÉ

L'évolution des sols de lande du Cap Fréhel est conditionnée par la structure géologique, ensemble de formations gréseuses recoupées par des filons de dolérite parallèles. Ces formations exercent leur influence :

- par la nature des roches mères (grès et dolérite) dont l'altération libère plus ou moins de cations;*
- par le caractère perméable ou non de ces altérations qui favorise ou contrarie le drainage;*
- par la topographie qui contrôle le lessivage et l'hydromorphie.*

Sur le grès s'établissent des rankets et des sols cryptopodzoliques alors que la dolérite permet le développement de sols bruns. Lorsque le drainage est contrarié, l'hydromorphie conduit soit à des sols tourbeux, soit à des sols à pseudogley ou à amphigley.

LE CADRE GÉOLOGIQUE

(fig. 1)

La lande de Fréhel occupe un promontoire d'une altitude voisine de 70 m qui se trouve situé sur la commune de Plévenon (Côtes-du-Nord). Le cap (longitude Ouest 5 G 17, latitude Nord 54 G 10) se trouve à 7,20 km au Nord-Ouest de la pointe de Saint-Cast.

Cette lande est établie presque exclusivement sur la formation dite des « grès et quartzites de Fréhel ».

ABSTRACT

The geological structure of Cap Fréhel — sandstone crossed by doleritic bodies — governs heathlands soils evolution.

Pedological factors are as follows:

- Rocks composition (sandstone and dolerite) and the amount of cations given by parent material weathering.*
- Draining controlled by topography and permeability of the deepest horizons.*
- “Rankers” and “sols cryptopodzoliques” are established on sandstone and “sols bruns” on dolerite.*

When draining is limited by texture or topography, the development of hydromorphy leads to “sols tourbeux” or to “sols à pseudogley” and “sols à amphigley”.

Ces grès forment un promontoire triangulaire dont la pointe constitue le Cap Fréhel et dont la base est formée par une bande de poudingues dits des Sévigné. Ces formations sédimentaires datées du Dévonien (ROCHETTE-PINEL A., GIOT P.R. et DUMESNIL P., 1965; BONHOMME M., COGNE J., LEUTWEIN F. et SONET J., 1966) de direction N 70° et de pendage 30° vers le Nord (fig. 2), s'adossent au Sud contre la diorite gneissique de Saint-Brieuc.

Ces formations sont affectées dans leur ensemble par un réseau de fractures subverticales (fig. 3); la direction N 140°, plus marquée, est liée à de nombreux filons de dolérite.

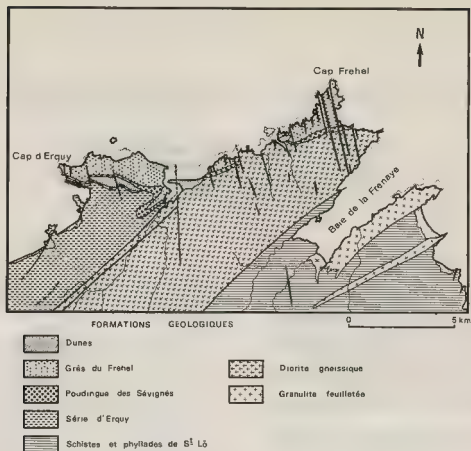


FIG. 1. — Esquisse géologique de la région du Cap Fréhel (d'après la carte géologique au 1/80 000, feuille de Dinan).

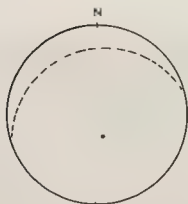


FIG. 2. — Stéréogramme montrant la direction et le pendage de la stratification (S_1) dans les grès de Fréhel (projection sur l'hémisphère inférieur ; 40 mesures).

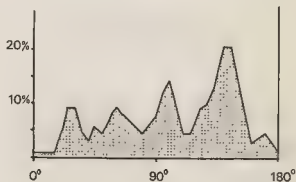


FIG. 3 — Directions des fractures subverticales dans les grès de Fréhel.

Le poudingue des Sévigné est une roche à éléments de taille très variable (jusqu'à 15 cm) où dominent les galets de quartzite noir à côté de galets de quartzite blanc ou rouge et de roches volcaniques; ces galets sont réunis par un ciment quartzo-feldspathique : ils peuvent présenter un ciment phylliteux abondant ou au contraire être à tendance quartzitique.

Le poudingue ainsi que les grès qui, en falaise sont parfaitement sains, présentent différents degrés d'altération dans l'arrière-pays. Le ciment du poudingue et les grès sont alors transformés en un sable argileux dont la fraction fine est constituée par un mélange de kaolinite et d'argile micacée, ces deux phyllites étant en proportion variable suivant les échantillons. La kaolinite se présente en microscopie électronique sous forme de grandes plaquettes hexagonales bien développées.

Les dolérites dont la composition est celle de tholéites à olivine (VELDE D., 1972) montrent une altération en boules très nette : les boules sont, soit formées par la roche saine, soit au contraire par de la roche altérée et dans ce cas, elles s'écaillent en couches concentriques. Entre ces boules, la roche est transformée en un produit argileux couleur pain d'épice constitué de montmorillonite et de mica; dans la zone de contact, entre la dolérite et les grès, où le drainage est meilleur, il apparaît un peu de kaolinite.

La diorite gneissique (diorite quartzique à amphibole) qui s'étend au Sud-Ouest, est arénisée en de nombreux points et la fraction fine de ces arènes est composée du mélange kaolinite, argile micacée, interstratifiés complexes illite-vermiculite, chlorite-montmorillonite.

L'observation en falaise montre que, dans certains points, les grès et les poudingues sont recouverts par des coulées de solifluxion et des éboulis qui peuvent même les masquer totalement. Ces dépôts quaternaires qui ont glissé sur les pentes, empiètent le relief. De tels dépôts de solifluxion et de ruissellement colmatent les petites dépressions qui modèlent la lande, mais faute de coupes naturelles et de moyens de sondage, on n'a pu en préciser ni les

caractères (puissance, nature, porosité, perméabilité), ni l'incidence qu'ils peuvent avoir sur la dynamique de l'eau dans cette lande (hydromorphie de nappe).

LES DONNÉES CLIMATIQUES

En l'absence de données microclimatiques et de relevés météorologiques locaux (*température* en particulier), les données météorologiques générales de la station de Saint-Cast, dont la situation géographique est comparable, peuvent être utilisées avec une bonne approximation pour la station de Fréhel. Nous avons retenu les données des deux dernières décades qui présentent une bonne sûreté et comparons ces moyennes décennales aux données annuelles des années 1971 et 1972. A partir de ces données, il a semblé utile d'établir les *diagrammes ombrothermiques de Gausson* (GAUSSEN, 1963) et d'en considérer les courbes de sécheresse et de subsécheresse, d'évaluer les *bilans hydriques* (TURC, 1961) et le *drainage calculé* d'après la formule empirique d'AUBERT et HÉNIN (1945).

A. — DIAGRAMMES OMBROTHERMIQUES DE GAUSSEN

Ne disposant pas de données complètes sur Fréhel, les diagrammes ombrothermiques ont été établis à partir des données de Saint-Cast : outre la situation semblable qui justifie cette approximation, l'examen des diagrammes ombrothermiques montre que, pour les années 71 et 72, les courbes pluviométriques sont effectivement très comparables. L'examen de la figure 4 montre que les diagrammes établis à partir des données de Saint-Cast (avant-dernière décennie 1951-1960) ne présentent pas de période de sécheresse, mais deux périodes de subsécheresse, une en juillet et une plus diffuse en avril-mai. Pour la dernière décennie (1961-1970) la faible pluviométrie en avril-mai se retrouve, mais moins marquée, et la période de subsécheresse disparaît. Au con-

traire, la période de subsécheresse de juillet, qui se trouve accentuée, s'étend de juin à août et une brève période de sécheresse apparaît en juillet.

TABLEAU I
Drainage calculé (Saint-Cast)

Période	SOLS		
	Sableux	Limoneux	Argileux
1951-1960	212 mm	127 mm	71 mm
1961-1970	188 mm	112 mm	62 mm

Les courbes établies pour les années 1971 et 1972 montrent une accentuation de cette évolution. La période de subsécheresse se maintient tandis que la période de sécheresse s'accroît nettement (fig. 5 et 6). Les diagrammes établis à partir des données thermiques de la station de Saint-Cast et de la pluviométrie de Fréhel montrent la même évolution (fig. 5 bis et 6 bis).

Bien qu'elle ne se manifeste pas encore sur les horizons minéraux des sols, cette augmentation de l'aridité risque d'influencer, si elle se poursuit, la dynamique de la matière organique et de modifier, dans un sens favorable à leur polymérisation, l'évolution des composés humiques. Cette modification du climat local va introduire des dissonances entre les processus biologiques (spécialement zoologiques) qui répondent rapidement aux conditions climatiques et la pédogénèse car les sols intègrent les facteurs climatiques sur des périodes infiniment plus longues.

B. — DRAINAGE CALCULÉ

L'évaluation du drainage par la formule de Aubert-Hénin en tenant compte du coefficient de correction α pris respectivement égal à 2 pour le sable et à 0,5 pour l'argile, donne les résultats suivants :

Ces chiffres laissent prévoir, pour les sols établis sur les grès altérés, une pédogénèse d'allure podzoli-

que, tandis que pour les sols établis sur dolérite, où les argiles provenant de la décomposition de cette roche jouent un rôle important, une pédogénèse de type sol brun. Ces caractères, prévus uniquement d'après la dynamique de l'eau dans le profil, se trouvent renforcés par la nature chimique de ces formations. En effet, la nature acide des sables dérivant des grès va accentuer encore le caractère podzolique (qui va se trouver dans la plupart des cas exacerbé par une végétation éminemment podzolizante : *Calluna* et à un degré moindre *Erica*).

C. — BILAN HYDRIQUE

Son évaluation permet d'apprécier le « drainage climatique » mensuel, donc saisonnier en tenant compte de l'évaporation.

Les chiffres obtenus distinguent une période hivernale, où la pluviométrie nettement supérieure à l'évapotranspiration potentielle permet le lessivage, d'une période estivale déficitaire du point de vue hydrique (tableau II et fig. 7).

Ces estimations doivent cependant être modulées en tenant compte d'une part, du relief local qui, par ruissellement oblique, peut apporter un supplément d'eau dans les dépressions et d'autre part, du vent qui joue le rôle de facteur limitant sur la végétation et augmente l'évaporation.

ÉTUDE DES SOLS

A. — INTRODUCTION

L'étude des sols de Fréhel a été menée de façon à pouvoir dégager les règles de fonctionnement des principaux mécanismes pédogénétiques sur ce territoire, d'en distinguer les types de sols les plus importants dans le but d'établir la carte. Cette étude

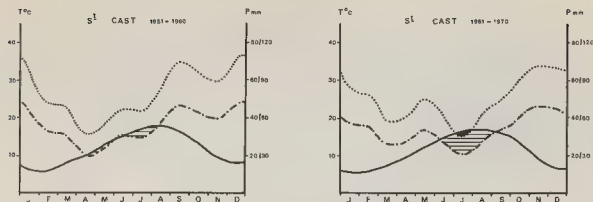


FIG. 4 — Diagrammes ombrothermiques de la station de St Cast (2 dernières décades)

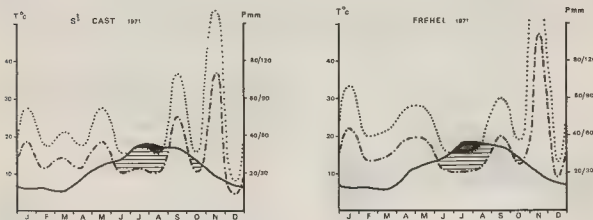


FIG 5 et 5 bis — Diagrammes ombrothermiques de l'année 1971 (le diagramme de Fréhel est établi en utilisant les données thermiques de St-Cast).

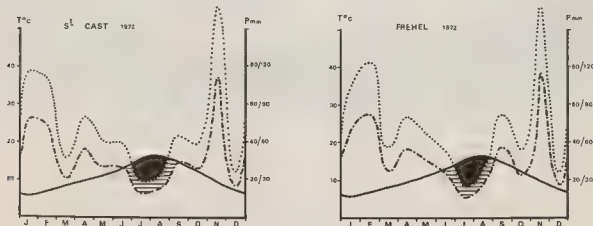


FIG. 6 et 6 bis — Diagrammes ombrothermiques de l'année 1972 (le diagramme de Fréhel est établi en utilisant les données thermiques de St-Cast).

TABLEAU II
Bilan hydrique (Saint-Cast) selon TURC

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
E.T.P.	15,2	21,8	42,4	63,3	87,7	105,2	108,5	93,1	70,8	43,9	21,6	14,8	Moyenne Annuelle
P (moy. mens.)	64	48	43	42	48	43	30	46	49	58	60	67	607
E.T. = 0,9 E.T.P.	13,8	19,6	38,2	57,0	78,9	94,7	97,7	83,8	63,7	39,5	19,4	13,3	
R (réserves)	70	70	70	55	13,2	0	0	0	0	18,5	69,1	70	
A					15	56,8	70	70	70	70	51,5	8,9	
E.T. = P + 70 - A					103,0	56,2	30	46	49	76,5			
E.T.R.	13,8	19,6	38,2	57,0	79,8	56,2	30	46	49	39,5	19,4	13,3	
Drainage	50,2	28,4	4,8	0							0	44,8	128,2
Déficit estival					0	38,5	67,7	37,8	14,7	0			159,7

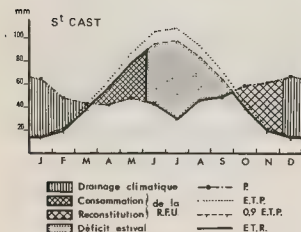


FIG. 7. — Bilan hydrique (St-Cast) selon la méthode de TURC.

a en outre attiré l'attention sur des problèmes particuliers qui méritent un développement spécifique :

I. L'acidité de ces sols en relation avec la nature de la matière organique et la dynamique de l'Aluminium (BLANCHET R., PERIGAUD S., CHAUMONT C. et NADEAU J.C. 1960; ESTEOULE J. et GUYADER J. 1969, GUYADER 1967), et des autres cations en général.

Ce travail a pour but d'apprécier plus justement la pérennité de la fertilité de ces sols lors de leur mise en culture et de prendre la mesure des problèmes que va poser dans certains cas, leur conservation après mise en culture.

II. Le phosphore apparaît comme un facteur critique de cette fertilité aussi bien en vue d'une mise en culture qu'en vue d'un enrésinement éventuel. Malheureusement, les méthodes utilisées en agronomie ainsi que celles utilisées par les forestiers semblent peu adéquates. Une étude générale des diverses formes de fixation du phosphore dans les sols de landes s'impose donc.

B. — LES DIFFÉRENTES ZONES D'ÉTUDE

Une prospection générale de cette lande a permis de définir diverses zones d'implantation de transects en fonction de la topographie et de la nature de la roche mère. Vu le caractère pluridisciplinaire de cette étude, le choix des transects a été effectué de manière à servir de support aux travaux des botanistes et des zoologistes. Dans le cadre de l'étude

des sols, il a permis d'étudier les séquences de sols et de mettre en évidence les principaux processus pédogénétiques qui ont servi de base à l'établissement de la carte des sols.

Dans cette optique, la lande de Fréhel a été divisée en trois zones principales, plus une coupe complémentaire perpendiculaire à un filon de dolérite (fig. 8).

I. ZONE SUD.

Cette zone déprimée constitue une cuvette allongée, d'axe N-S, qui draine vers le Sud. Par suite du pendage des grès, les versants Est et Ouest sont dissymétriques (fig. 9). Le versant Est comporte une pente simple relativement raide établie sur le grès altéré. Le versant Ouest comporte deux parties : au sommet, une pente assez forte sur le grès analogue à celle du versant Est et vers le fond, un replat établi sur les colluvions sableuses.

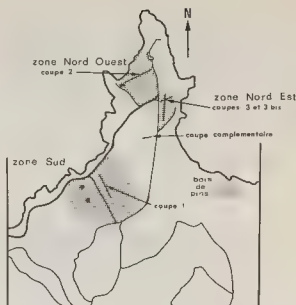


FIG. 8. — Localisation des zones étudiées et des différents transects.

N-NO

S SE

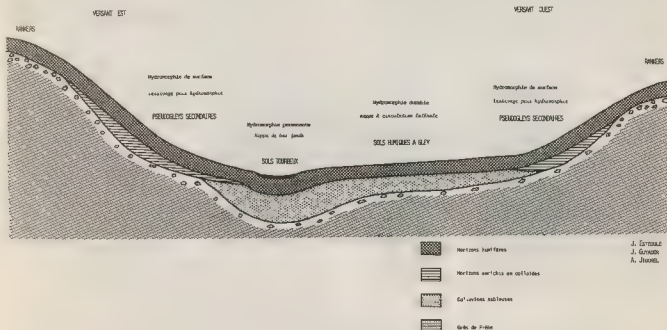


FIG. 9. — Coupe schématique montrant l'évolution des sols formés sur grès suivant l'hydromorphie.

J. ESTERLE
J. GUYARD
A. JONVAL

Les filons de dolérite qui s'allongent perpendiculairement à l'axe de drainage constituent une sorte d'obstacle naturel à l'évacuation de l'eau et retiennent une nappe dans les zones les plus déprimées.

Un transect a été tracé selon la ligne de plus grande pente sur le grès et complété par 2 fosses pédologiques creusées dans l'axe d'un filon de dolérite.

1. Sols en sommet de pente.

a) Description du profil (fig. 10).

0 à 8-10 cm, A_{11} : Horizon brun noir, humifère de structure particulière fine peu développée, meuble et frais. Petits graviers de grès rose et quartz lavés disséminés dans toute la masse de l'horizon. Très bien exploité par un fin lacs de racines de *Ulex* et *Erica*. Limite inférieure assez nette et régulière.

8-10 à 30 cm, A_{12} : Horizon humifère de couleur noire, de texture sableuse et de même structure que A_{11} , meuble et beaucoup plus frais. Gravier plus gros, uniformément répartis dans l'ensemble de l'horizon et quelques cailloux de grès localisés à sa partie supérieure. Exploitation par de grosses racines, surtout Limite inférieure progressive et régulière.

30 cm et plus, AC : Horizon brun, sableux, faiblement humifère emballant des blocs de grès et des graviers.

Nettement moins frais que les horizons supérieurs et beaucoup plus compact. Peu exploité par les racines.

b) Caractères analytiques (tableau III).

Ce sol présente le profil type des rankers. Les horizons organiques très frais à humides sont constitués par un moder dont le rapport C/N est voisin de 22 pour l'horizon A_{11} et de 15 pour l'horizon A_{12} . Le taux de saturation du complexe est faible et inférieur à 20 % (13 % en A_{11} et 19 % en A_{12}). Toutefois il faut remarquer que la totalité des éléments échangeables du profil se trouve concentrée dans ces horizons organiques car leur capacité d'échange comprise entre 20 et 25 méq/100 g est élevée. Cette faible saturation du complexe se marque également sur les pH (pH H_2O : 4,6; pH KCl : 3,25) et sur leur différence (Δ pH = 1,40) qui traduit une acidité d'échange élevée.

La fraction minérale se trouve essentiellement constituée par le sable grossier qui représente entre les 2/3 et les 3/4 de la fraction sableuse.

La fraction argileuse toujours excessivement réduite est pratiquement négligeable dans les horizons organiques (fig. 10 b).

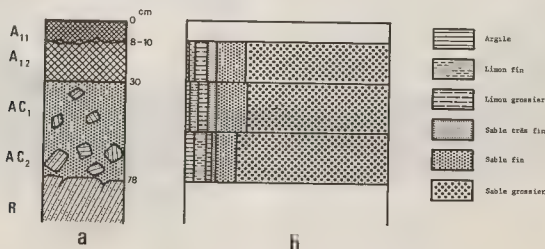


FIG. 10. — Sol en sommet de pente : ranker
a) profil schématisé,
b) granulométrie.

TABLEAU III
Données analytiques du profil de ranker

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
A 11	-	-	-	-	-	25,0	13,9	0,54	26	4,6	3,3
A 12	1,52	3,84	5,73	18,50	64,25	11,7	6,5	0,32	20	4,7	3,3
						8,3	4,6	0,32	15		
AC 1	2,39	4,83	4,44	19,17	69,18	0,9	0,5	-	-	5,1	3,7
AC 2	5,45	6,10	1,84	13,35	73,26	-	-	-	-	5,0	3,7

	CATIONS ÉCHANGÉABLES (méq/100 g)					COMPLEXE ABSORBANT			Fe ₂ O ₃ %			
	Ca	Mg	K	Na	Al	S	T	V	libre	total	libre	total
A 11	2,14	0,52	0,25	0,40	0,10	3,31	24,52	13,50	0,10	0,50	0,13	1,54
A 12	1,12	2,48	0,09	0,19	0,08	3,88	20,19	19,22	0,08	0,21	0,12	1,06
									0,08	0,18	0,15	0,90
AC 1	0,12	0,30	0,02	0,04	0,02	0,48	2,87	16,72	0,03	0,15	0,03	1,65
AC 2	0,12	0,27	0,01	0,05	0,08	0,45	5,56	8,09	0,03	0,56	0,05	3,87

2. Sols de mi-pente.

a) Description du profil (fig. 11).

0 à 12 cm, A₁₁: Horizon humifère de couleur noire, de structure particulière fine, peu développée. Friable et assez humide. Bien exploité par un lacs dense de racines dont les plus grosses ont un développement sub-horizontale. Limite inférieure distincte et progressive (couleur).

12 à 34 cm, A₁₂: Horizon brun. Texture limono-sableuse et même structure que celle de A₁₁. Enracinement moins dense. Limite inférieure très nette et régulière.

34 à 39 cm, g: Horizon induré de couleur brun-clair, de texture identique à celle de A₁₂. Limite inférieure très nette et régulière.

39 à 73 cm, B_{g1}: Horizon de couleur grise à taches rouilles bien marquées, traversé par des langues de matière organique venant de A₁₁ et A₁₂. (Venus d'eau suivant les langues de matière organique.) Texture limono-argileuse. Structure particulière moyenne bien développée. Horizon ferme et frais. Enracinement quasiment nul. Limite inférieure progressive et régulière.

73 cm et plus, B_{g2}: Horizon présentant les mêmes caractères que B_{g1}, à dominance grise plus affirmée et à compacité plus forte.

b) Caractères analytiques (tableau IV).

Les sols développés à mi-pente présentent un profil du type A, g, Bg. Les horizons organiques

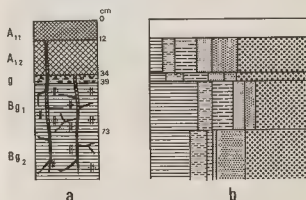


FIG. 11. — Sol de mi-pente : pseudogley
a) profil schématisé, b) granulométrie.

TABLEAU IV
Données analytiques du profil de pseudogley

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sp	No S	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
A 11	-	-	-	-	-	4,44	2,22	0,14	16	4,65	3,68
A 12	8,45	8,15	13,30	24,93	45,17	0,64	0,32	-	-	5,15	3,80
g	10,70	10,43	15,78	17,05	46,04					5,20	4,30
Bg 1	30,04	9,05	14,69	7,49	38,73					5,16	3,86
Bg 2	25,06	10,78	2,23	20,70	41,23					5,20	3,93

	CATIONS ÉCHANGÉABLES (méc/100 g)					COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	Al	S	Y	V
A 11	0,42	0,67	0,10	0,09	0,08	1,28	8,50	15,06
A 12	0,19	0,37	0,03	0,06	0,13	0,65	4,50	14,44
g	0,04	0,27	0,03	0,07	0,16	0,41	10,56	3,88
Bg 1	0,25	1,69	0,09	0,19	0,03	2,22	4,69	47,33
Bg 2	0,14	0,99	0,05	0,12	0,12	1,30	2,87	45,30

reposent sur un horizon induré qui marque la limite de l'enracinement et qui annonce les horizons d'accumulation enrichis en argile et imperméables. La vermiculite des sols apparaît et se développe avec l'engorgement du profil.

Les horizons humifères sont constitués par un moder; les pH, toujours acides sont légèrement plus élevés que dans le ranker, en particulier dans les horizons inférieurs. L'acidité d'échange (Δ pH toujours supérieur à l'unité) reste importante. Le taux de saturation du complexe absorbant s'élève de façon très nette dans les horizons hydromorphes. La capacité d'échange, voisine de 20 méq/100 g est constante sur toute la hauteur du profil et cette valeur élevée n'est pas limitée aux seuls horizons organiques.

L'examen de la texture (fig. 11 b) montre, par rapport au ranker, une diminution importante des sables grossiers; la fraction argileuse, qui n'est plus négligeable, présente un enrichissement net au niveau des horizons hydromorphes.

Remarque : Les caractères de l'hydromorphie développée au niveau des horizons Bg montrent une évolution en fonction de la pente. L'étude micromorphologique des horizons Bg permet de distinguer les sols de mi-pente (hydromorphie liée au lessivage puis au colmatage), des sols de transition en bas de pente (présence d'une nappe entraînant un début de dégradation).

— Données micromorphologiques du sol de mi-pente.

Le squelette, assez homogène, est essentiellement constitué de petits grains de quartz sub-angulaires associés à quelques gros grains de quartz et de quartzite. Quelques micas blancs et hornblendes vertes sont également présents dans le squelette. Ce dernier est beaucoup plus développé que le plasma. La distribution relative entre le squelette et le plasma est intertextuelle.

Les vides sont surtout représentés par des fentes et des cavités à parois émoussées (métavides).

Les traits pédologiques sont dominés par l'existence de revêtements argileux de couleur jaune, parfois rouge qui constituent des ferriargilanes :

- ferriargilanes bien striés dispersés dans la masse
- argilanes et ferriargilanes bien orientés dans les cavités
- squelettanes de grains intégrés (imprégnation des grains du squelette par l'argile et le fer).

Quelques isotubules remplis de squelette et d'argilanes apparaissent localement.

— *Données micromorphologiques des sols de transition.*

L'horizon Bg de ces sols a été examiné dans la zone de passage aux sols de bas-fond. La transition est marquée dans l'hydromorphie par une diminution de l'importance des horizons imperméables et par l'apparition d'une hydromorphie de nappe rendue possible par une texture poreuse fine. Des concrétions ferriques se développent à la partie supérieure de Bg (fig. 12a).

Les caractères micromorphologiques soulignent l'influence de cette hydromorphie :

Le squelette, essentiellement quartz (quartz, quartzite) est formé d'éléments angulaires à sub-angulaires de taille variable mais de plus grandes dimensions que dans le Bg des sols de mi-pente.

Le plasma est localisé dans certaines zones plus claires et l'assemblage plasmique est in-squelsépique; il est absent dans les zones brunes.

L'assemblage dans les zones claires est intertexturé à porphyrique.

Les vides, peu nombreux, sont constitués par des fentes irrégulières, des cavités et quelques vides d'entassement.

Les traits pédologiques sont essentiellement des ferriargilanes :

- ferriargilanes de diffusion, autour des grains du squelette, dans la quasi-totalité de la préparation (sauf dans les zones plus claires).
- quelques ferriargilanes de vides, les uns jau-

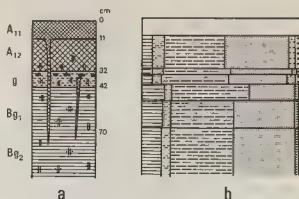


Fig. 12. — Sols de transition, de mi-pente : pseudogley
a) profil schématisé,
b) granulométrie.

nes, les autres plus ferriques, peu à moyennement orientés. D'autres concentrations plasmiques apparaissent également sous forme de *halos glébulaires*.

Cette étude micromorphologique révèle les caractères d'hydromorphie typiques des horizons Bg des sols à pseudogley. La présence de ferriargilanes rouges et ferriargilanes jaune-clair indique que le phénomène de colmatage du profil s'est effectué, dans un premier temps, par lessivage et qu'il a pu se parfaire par la suite, sous l'action de l'hydromorphie qu'il avait engendrée. Les halos glébulaires marquent le début d'une dégradation liée à la présence de la nappe.

3. Sols de bas-fond.

Les sols développés dans le fond de la cuvette et sur la zone de faible pente du versant Ouest sont respectivement de deux types :

a) Sols tourbeux de fond de cuvette.

Ces sols présentent un profil du type AG. Les horizons organiques sont constitués par un moder hydromorphe, imprégné d'eau quasiment tout au long de l'année. La fraction minérale de ces sols est

formée de colluvions caractérisées par un développement considérable de la fraction comprise en 50 et 100 μ qui en représente les 3/4. Dans les horizons minéraux une nappe drainant vers le Sud circule très lentement, engorgeant la totalité du profil.

b) *Sols établis sur la faible pente du versant Ouest.*

Ces sols présentent également un profil du type AG. Mais contrairement aux sols du fond de la cuvette, la nappe qui imprègne les horizons profonds de ces sols circule latéralement et son drainage est plus aisé car il n'est pas contrarié par la présence des filons transversaux de dolérite. Il est facilité par la pente du versant, même si elle est faible.

Compte tenu de l'épaisseur des colluvions qui va en s'amincissant vers le haut de la pente, la quantité d'eau emmagasinée dans les horizons profonds est, de ce fait, beaucoup plus faible. Les caractères de ce type de sol varient progressivement du bord de la cuvette pour passer insensiblement, en fond de cuvette, à ceux du sol tourbeux. L'hydromorphie des horizons organiques supérieurs qui est durable s'accroît, aussi bien du point de vue de la hauteur affectée que du point de vue de la durée de son action vers le fond de la cuvette. Ce passage insensible vers le sol tourbeux se marque aussi bien sur les horizons minéraux que sur les horizons organiques. Par contre, à la limite entre ce type de sol et les sols à pseudogley, on observe des profils affectés par les deux types d'hydromorphie : hydromorphie temporaire de surface et hydromorphie saisonnière durable de profondeur.

Cette situation apparaît parfois comme paradoxale car les périodes de ces deux hydromorphies ne coïncident pas : c'est ainsi que lorsque l'on fait des observations en début d'automne, les fosses ouvertes à mi-pente sont noyées par suite de l'hydromorphie de surface qui s'est développée durant les premières pluies tandis que les fosses ouvertes dans les sols de bas-fond sont encore à sec car ces pluies ont été trop faibles pour que la nappe ait pu remonter à son niveau normal.

4. *Sols établis sur les filons transversaux de dolérite.*

Le drainage de la nappe se fait parallèlement aux filons sur le versant et dans le bas-fond; la nappe qui draine le fond de la cuvette, s'écoule perpendiculairement à ce filon.

Ces sols formés sur filons de dolérite relativement imperméables, ne sont pas affectés par le drainage sur le versant, mais par contre, en bas de pente, ils s'opposent directement au drainage général de la cuvette. Les stations d'étude ont été choisies, une en haut de pente et l'autre en bas de pente.

a) *Description des profils.*

— Profil en haut de pente (fig. 13).

0 à 12 cm, A_{11} : Horizon brun noir, humifère, à moder, de structure particulière fine peu développée. Friable et assez frais. Limite inférieure diffuse et régulière.

12 à 33-37 cm, A_{12} : Horizon de couleur brune et de même structure que A_{11} . Texture limono-sableuse. Nombreux cailloux et graviers de grès, quartz et dolérite (surtout à la base). Rhizomes de fougères abondants. Caractère de fraîcheur plus marqué.

33-37 à 55 cm, A_{12}/Bg : Horizon brun-jaunâtre, de texture limono-sableuse et de structure polyédrique moyenne peu développée; sur-structure localement prismatique. Descentes de matière organique venant de A_{12} dans les espaces séparant les prismes. Taches

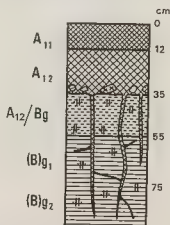


FIG. 13 — Profil schématique du sol de haut de pente, sur dolérite.

rouilles s'accroissant avec la profondeur. Ferme et frais dans son ensemble. Limite inférieure progressive et régulière.

55 à 75 cm (B)g₁ : Horizon de même couleur que A₁₂/Bg mais de texture limoneuse et de structure prismatique mieux développée. Enracinement nul. Limite inférieure progressive et régulière.

75 cm et plus (B)g₂ : Horizon de couleur brun-jaunâtre uniforme, à taches rouilles diffuses; teinte tendant vers le gris en profondeur. Texture limoneuse; structure polyédrique moyenne, bien développée, structure prismatique moins nette. Très frais. Les langues de matière organique, venant des horizons supérieurs, se développent dans les fissures sans direction particulière.

— Profil en bas de pente (fig. 14).

0 à 19 cm, A₁ : Horizon brun noir, très humifère, à moder. Structure particulière fine, peu développée. Nombreux rhizomes de fougères (surtout à sa base). Frais et friable. Limite inférieure nette et régulière.

19 à 48 cm, A₁g : Horizon de couleur brun grisâtre, de texture limono-sableuse et de structure particulière moyenne, assez bien développée. Assez humide mais très ferme. Limite inférieure très nette et régulière.

48 à 75 cm, II A : Horizon de couleur noire, de texture limoneuse, sans structure. Très humide et très friable. Venues d'eau à sa base. Limite inférieure tranchée et régulière.

75 à 80 cm, g : Horizon induré tendant à se déliter en plaquettes, texture limono-sableuse.

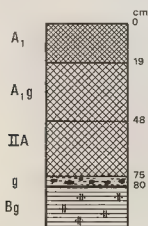


FIG. 14. — Profil schématisé du sol de bas de pente, sur dolérite.

80 cm et plus, Bg : Horizon de couleur beige, taché de rouille, de texture limono-sableuse et de structure polyédrique angulaire bien développée. Très ferme et gorgé d'eau.

b) Caractères analytiques des sols sur dolérite

Les données analytiques des profils établis sur dolérite (tableaux V et VI) sont intéressantes à deux points de vue :

— *Le taux de saturation* du complexe absorbant, du profil en haut de pente, est élevé et augmente rapidement vers la base pour atteindre des valeurs voisines de 80 % (fig. 15).

L'interprétation de ce diagramme peut se faire de la manière suivante : dans l'horizon le plus humifère le taux de saturation relativement élevé (30 %) est dû aux cations provenant des litières et remontés des horizons inférieurs par les végétaux; l'horizon sous-jacent est légèrement plus pauvre par suite de la migration des produits organiques acides issus de la décomposition des litières; puis ce taux s'élève régulièrement sous l'effet des cations libérés par les produits d'altération de la dolérite.

Le profil situé en bas de pente, ne montre pas un diagramme identique : en effet, mise à part la couche supérieure enrichie par les cations de la litière, les autres horizons présentent un taux de saturation très faible (fig. 15); ceci résulte de l'action de la nappe qui draine les eaux acides issues des sols sur grès.

— *Les dosages de phosphore* effectués montrent que les sols sur dolérite sont très notablement plus riches que les sols sur grès comme l'indique le tableau VII.

Par contre pour les profils en bas de pente cet enrichissement provenant de la roche mère est contrecarré par l'action de la nappe et les teneurs en P_2O_5 se rapprochent de celles des sols situés en fond de cuvette sur grès (tableau VII).

Il est intéressant de noter pour les sols sur dolérite qui ne subissent pas l'action de la nappe, que l'enrichissement en phosphore se fait par l'intermédiaire de la fraction dite « liée au calcium » dans la méthode CHANG et JACKSON (1958). L'examen de

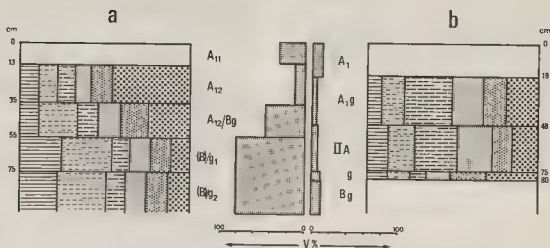


FIG. 15. — Comparaison des granulométries et des taux de saturation des horizons de sols sur dolérite (bas de pente : a, haut de pente : b).

TABLEAU V
Données analytiques du profil de haut de pente sur dolérite

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	LF	Lg	Sf	Sg	Mo K	C S	N S	C/N	H ₂ O	KCl
A ₁₁	-	-	-	-	-	10,24	5,12	0,34	15,04	4,64	3,70
A ₁₂	12,21	10,49	10,15	21,91	45,24	5,86	2,93	0,20	14,51	4,63	3,67
A ₁₂ /Bg	12,07	23,19	12,20	28,33	24,21					5,43	3,83
(B)g ₁	25,23	29,70	11,70	23,62	9,75					5,69	4,00
(B)g ₂	23,13	29,02	12,01	24,13	11,71					5,90	4,10

	CATIONS ÉCHANGÉABLES (mEq/100 g)					COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	Al	S	T	V
A ₁₁	1,72	3,35	0,44	0,35	0,37	5,86	20,00	29,30
A ₁₂	0,42	0,84	0,07	0,19	1,52	1,52	15,00	10,13
A ₁₂ /Bg	1,86	7,89	0,10	0,45	1,08	10,30	18,25	56,44
(B)g ₁	3,06	10,66	0,11	0,67	0,32	14,50	17,94	60,82
(B)g ₂	3,53	11,16	0,08	0,82	0,33	15,59	19,69	79,18

TABLEAU VI
Données analytiques du profil de bas de pente, sur dolérite

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
A ₁	-	-	-	-	-	15,00	7,50	0,49	15,41	4,25	3,43
A ₁ g	8,56	12,87	27,47	32,62	18,48	7,22	3,61	0,19	19,20	4,67	4,16
II A	12,64	15,03	25,64	31,50	15,19					4,80	4,11
g	12,38	12,89	8,88	35,81	30,04					4,99	3,83
Bg	-	-	-	-	-					-	-

	CATIONS ÉCHANGÉABLES (meq/100 g)					COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	Al	S	T	V
A ₁	0,76	1,49	0,48	0,24	0,73	2,97	27,12	10,95
A ₁ g	0,01	0,23	0,13	0,10	0,37	0,47	17,06	2,75
II A	0,24	0,42	0,10	0,17	0,53	0,93	29,15	3,19
g	0,06	2,48	0,20	0,27	2,80	3,01	36,69	7,58
Bg	0,09	1,68	0,07	0,32	1,33	2,16	27,63	7,82

TABLEAU VII

Valeurs des diverses fractions phosphatées extraites des sols sur grès et dolérite en haut et bas de pente

PROFILS	P ₂ O ₅ Dyer	Joret Hébert	Ps	P Al	P Fe	P Ca	P org.	P total dosé
Sol sur grès haut de pente	A ₁₁	0,007	0,025	0,006	0,012	0,020	0,000	0,312
	A ₁₂	0,005	0,070	traces	0,019	0,017	0,000	0,325
	AC ₁	0,000	0,000	0,000	0,006	0,006	0,000	0,200
	AC ₂	0,005	0,060	0,000	0,009	0,009	0,000	0,125
Sol sur grès bas de pente	A ₁₁	0,005	0,060	0,006	0,015	0,035	0,000	0,450
	A ₁₂	0,007	0,120	traces	0,012	0,028	0,006	0,412
	g	0,012	0,060	0,000	0,025	0,062	0,028	0,375
		0,010	0,000	0,000	0,009	0,062	0,044	0,200
	Bg	0,005	0,000	0,000	0,006	0,115	0,052	0,400
		0,007	0,000	0,000	0,012	0,144	0,063	0,325
Sol sur filon de dolérite haut de pente	A ₁₁	0,010	0,000	0,000	0,009	0,046	0,009	0,750
	A ₁₂	0,010	0,000	0,000	0,006	0,040	0,015	0,750
	A ₁₂ /Bg	0,050	0,025	0,000	0,000	0,120	0,405	1,500
	(B) _{g1}	0,400	0,050	0,000	0,019	0,462	1,050	2,275
	(B) _{g2}	0,715	0,025	0,000	0,020	0,525	1,750	2,800
Sol sur filon de dolérite bas de pente	A ₁	0,007	0,060	0,006	0,015	0,000	0,325	0,650
	A _{1g}	0,005	0,050	0,000	0,021	0,017	0,000	0,500
	IIA	0,010	0,070	0,006	0,034	0,022	0,000	0,637
	g	0,125	0,025	0,000	0,015	0,075	0,425	0,925

ce tableau montre également que le sol en haut de pente sur grès, légèrement plus pauvre, se trouve totalement dépourvu de cette forme de phosphore.

II. ZONE NORD-OUEST.

Vingt-trois fosses pédologiques * ont été ouvertes le long d'un transect allant du phare de Fréhel à un ancien fort abandonné (fig. 8). Dans cette zone, les filons de dolérite sont parallèles aux directions de drainage. Il n'y a donc pas d'hydromorphie permanente due à un drainage empêché. Ces filons occupent, en général, les points élevés de la topographie qui est plus vigoureuse que dans la zone précédente. L'influence de la dolérite qui enrichit les sols en bases peut se manifester de deux façons : d'une part, par des cations en solution qui sont lessivés latéralement le long des pentes, d'autre part, par l'intermédiaire de cailloutis de petites boules de diabase remaniées (fig. 16).

1. Pente Nord du transect au voisinage du phare.

Cette pente est recouverte par des sols de type ranker qui subissent l'influence des cations libérés par les sills de dolérite situés au voisinage du phare. Cette influence se marque par des rapports C/N plus bas, voisins de 13 au sommet (profil CF 11), qui vont croissant le long de la pente sur grès au fur et à mesure que la source de cations que constitue la dolérite est plus lointaine : vers le bas ce rapport est de 17 (profil CF 12).

Les profils s'approfondissent vers le bas de la pente et parallèlement on assiste à un lessivage qui aboutit à un colmatage de la base du profil; ensuite se développe une hydromorphie de surface qui paracheve ce colmatage et entraîne la formation d'horizons indurés enrichis en fer.

Dans le talweg Nord remblayé par des colluvions sablo-argileuses, cette hydromorphie de surface se combine à une hydromorphie de nappe plus ou

moins durable suivant la qualité du drainage vers la mer dans l'axe des vallons.

2. Pente Sud du transect au voisinage du fort.

Au sommet de cette pente exposée au Nord se trouve un puissant filon de dolérite altérée en boules dont les produits de décomposition ont fourni les matériaux à des remaniements successifs. Ces boules de dolérite en cours d'altération, qui se trouvent réparties de façon plus ou moins anarchique au sein des profils en haut de pente, s'ordonnent en niveaux de cailloutis vers le bas de la pente et dans le talweg. Cette dissémination des boules de dolérite a deux résultats :

a) Leur décomposition au cours du temps, au sein des profils, contribue de façon très importante à l'enrichissement de ceux-ci en bases et vient s'ajouter à l'alimentation plus discrète par lessivage oblique des cations, qui devient secondaire.

b) L'altération de la dolérite libère essentiellement un matériau argileux et les profils de cette zone sont sensiblement plus riches en argile que ceux de la pente au voisinage du phare.

Cet enrichissement en bases produit des effets analogues à ceux observés sur la pente du phare mais ils sont beaucoup plus marqués; la saturation du complexe est plus grande. A titre indicatif, le diagramme de la figure 17 donne les valeurs du taux de saturation du complexe (V %) pour le profil CF 13 pris sur la pente du phare et le profil CF 23 pris sur la pente du fort.

Vers le bas de la pente, les phénomènes d'hydromorphie de surface apparaissent comme précédemment, mais le talweg Sud ne participe pas de façon aussi importante que le talweg Nord, au drainage général dans l'axe des vallons : aussi ne retrouve-t-on pas au fond du talweg (profil CF 20) cette combinaison entre l'hydromorphie de surface et l'hydromorphie de la nappe. Bien que les phénomènes soient analogues sur les deux pentes, l'influence plus marquée de la dolérite sur la pente voisine du fort donne des sols plus profonds, plus argileux, mieux saturés et vraisemblablement plus régulièrement ali-

* Les données analytiques de ces profils sont consignées en annexe I

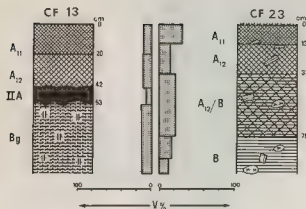


Fig. 17. — Diagramme comparatif des taux de saturation des divers horizons des profils CF 13 et CF 23.

mentés en eau. La végétation, mieux développée sur cette pente, souligne bien ces différences quantitatives de l'alimentation en bases et en eau.

3. Bombement médian entre les deux talwegs.

Au centre, se trouve une zone légèrement surélevée. Elle présente des caractères moins accusés que les précédentes par suite de la topographie moins accentuée et de l'importance plus réduite des filons de dolérite. Outre les pseudogleys de bas de pente et les rankers de sommet, cette zone est propice à l'observation des sols bruns établis sur les filons de dolérite (profils CF 16 et CF 18)

Le profil CF 18, bien développé, a été choisi comme exemple :

0 à 14 cm, A₁₁ : Horizon humifère à moder, de couleur noire et de structure particulière fine peu développée. Sec à légèrement frais en profondeur; quasiment pulvérulent. Très bonne exploitation par les racines. Cailloux de grès soulignant sa base. Limite inférieure nette et régulière.

14 à 46 cm, A₁₂ : Horizon humifère de couleur brunâtre et de structure particulière à tendance polyédrique angulaire fine mal développée. Frais, enraciné-

ment moyen. Cailloux de grès assez nombreux. Limite inférieure progressive et régulière.

46 à 63 cm, A₁₂/B : Horizon de couleur beige à brune, de structure polyédrique angulaire fine moyennement développée. Compact et très frais. Nombreux cailloux de dolérite et de grès disséminés dans l'ensemble de l'horizon. Limite inférieure distincte et régulière.

63 cm et plus, B/C : Horizon de couleur beige et ocre d'altération de la dolérite. Structure massive, engorgement total. Blocs de dolérite disséminés dans l'ensemble de l'horizon.

Cette zone permet d'apprécier l'influence du chimisme de la roche mère (tableau VIII) et l'interaction entre la dolérite et le grès.

Si l'accent a surtout été mis sur la diffusion des cations et la dissémination des boules altérées à partir des filons de dolérite, les échanges n'en sont pas pour autant à sens unique : on retrouve des cailloutis de grès dans les profils sur dolérite. Les débris organiques participent également à une acidification discrète de ces profils.

Cette zone favorable à l'observation des remaniements superficiels présente des profils à horizons noirs enfouis, qui sont les restes d'incendies anciens de cette lande.

III. ZONE NORD-EST.

Cette zone déprimée constitue une cuvette dont le grand axe est orienté sensiblement N-S (fig. 8). Les deux versants sont très fortement dissymétriques. Le versant Est, de très faible extension, est tronqué par le passage de la route allant du phare de Fréhel à Plévenon. Le versant Ouest, bien développé, présente une pente relativement accentuée établie sur grès : le haut du versant est occupé par un puissant filon de dolérite s'allongeant parallèlement à l'axe de la cuvette. De plus, cet axe s'incline sensiblement vers le Sud, perpendiculairement à un chemin s'opposant à tout drainage. Les fosses pédologiques sont disposées suivant deux directions perpendiculaires : l'une dans l'axe de la cuvette, l'autre suivant la ligne de pente du versant Ouest. Ces tracés se recoupent

TABLEAU VIII
Données de l'analyse chimique des horizons du profil CF 18

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (mEq./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
A 11	13,53	6,76	0,52	12,86	4,13	3,45	1,78	1,68	0,09	0,22	3,77	25,13	15,00
A 12	6,92	3,46	0,26	13,15	4,48	3,52	0,64	1,01	0,04	0,23	1,92	16,25	11,82
A 12/ B					5,31	3,80	0,86	2,58	0,02	0,20	3,66	8,25	44,36
B / C					6,11	4,08	5,14	12,00	0,04	1,02	18,00	18,00	100,00

au niveau du profil CF 43. Le bloc-diagramme de la figure 18 schématise les processus qui contrôlent l'évolution des sols dans cette zone *.

— Le fond de la cuvette est remblayé par des colluvions argilo-sableuses : ceci tient à son exiguïté relative par rapport au grand développement du filon de dolérite. Alors que dans la zone Sud les colluvions sont alimentées essentiellement par les produits de décomposition du grès remaniés sur des pentes relativement plus faibles, il n'en est plus de même dans cette cuvette et les produits de décomposition de la dolérite ne sont plus négligeables vis-à-vis de ceux du grès, ce qui explique que le taux d'argile est voisin de 30 % dans la partie centrale. Cette dualité d'alimentation fait que l'on peut observer des passées tantôt plus sableuses tantôt plus argileuses réparties au hasard des remaniements, les zones sableuses constituant des zones privilégiées pour la circulation souterraine des eaux.

— Le sommet du versant est occupé par la masse de la dolérite; les boules d'altération affleurent sur la crête et le contact avec le grès situé au début de la pente constitue une zone où l'épaisseur des argiles d'altération est importante. L'altération est toujours plus profonde dans les zones de contact et, de plus, une certaine migration de l'argile a pu se produire le long de la pente. La dolérite décomposée située

au sommet alimente discrètement le versant, en cations, par migration en solution, et en argiles, par lessivage oblique. En bas de pente, l'influence des bases de la dolérite se fait plus discrète car elle s'atténue en neutralisant l'acidité des sols sur grès; par contre, la diminution de la pente fait que l'on assiste à un colmatage des horizons inférieurs, ce qui entraîne la formation de sols à pseudogley. Cette hydromorphie temporaire, liée à la migration de l'argile, devient permanente dans les bas-fonds et les sols à pseudogley se trouvent relayés par des sols tourbeux.

1. Les sols du versant Ouest (coupe 3 E-O de la figure 18).

Le sommet de cette pente est marqué par la présence d'un filon de dolérite altérée sur lequel s'établissent des sols bruns. Cette pédogenèse (déjà évoquée dans les zones précédentes) est liée d'une part, à la quantité de cations, d'autre part à l'importance de la fraction fine libérée par altération, de la dolérite. Dans le profil CF 46 par exemple, elle explique la richesse en argiles (37 %) de l'horizon B ainsi que le taux de saturation élevé (64 %) de celui-ci. Les horizons organiques sont toujours constitués par un moder dont le rapport C/N est égal à 12. Sur la pente, les sols établis sur les grès sont moins profonds et présentent le profil classique des

* Les données analytiques des profils CF 40 à 47 sont consignés en annexe 2.

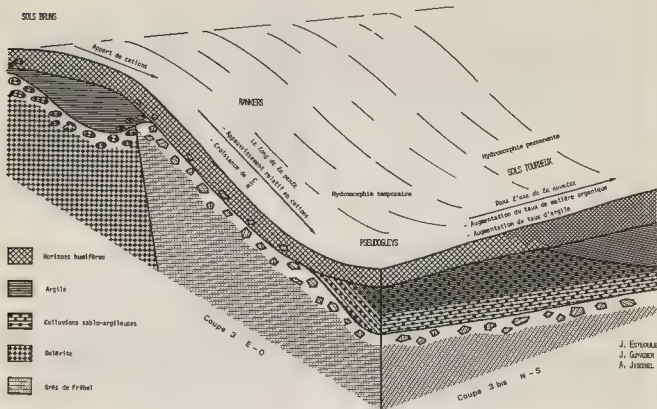


FIG. 18. — Bloc diagramme schématisant les processus contrôlant l'évolution des sols dans une cuvette fermée.

rankers, A C. L'influence de la topographie se marque à deux niveaux, comme le montre le tableau IX :

a) Sur la somme des cations échangeables du complexe absorbant tant des horizons organiques que des horizons minéraux : la valeur de S décroît au fur et à mesure que l'on s'éloigne du filon de dolérite.

b) Sur la valeur du rapport C/N des horizons organiques; cette valeur croît au fur et à mesure que le taux de saturation décroît.

Cette croissance de la valeur du rapport C/N est liée à une augmentation de l'acidité qui est due à la diminution des cations échangeables et/ou à un lessivage des acides fulviques le long de la pente.

TABLEAU IX

Valeurs comparées de la somme des cations échangeables et du rapport C/N le long de la pente sur grès

Profils	Horizons	S (meq/100g)	C/N
CF 45 mi-pente (haut)	A ₁₁ A/C	3,29 0,68	17,1
CF 44 mi-pente (bas)	A ₁₁ A/C	2,40 0,34	22,2

Dans l'axe de la cuvette, les sols s'approfondissent et par suite de l'atténuation de la pente, le colmatage

des colluvions sableuses par la fraction argileuse lessivée favorise le développement de l'hydromorphie temporaire qui caractérise ces sols à pseudogley. Ces sols présentent un horizon Bg enrichi en argiles (14 %) pour le profil CF 43 et corrélativement à cette hydromorphie, le taux de saturation est nettement plus élevé que sur la pente et s'élève aux environs de 60 % ($V = 57\%$ en Bg du profil CF 43).

2. Les sols établis dans l'axe de la cuvette (coupe 3 bis de la figure 18).

L'axe de la cuvette plonge très faiblement vers le Sud. Une hydromorphie permanente est liée à un endoréisme qui se trouve encore favorisé par les actions anthropiques : en effet, la construction d'un chemin perpendiculaire à l'axe de la cuvette a eu pour conséquence d'empêcher le drainage qui s'effectuait vers le Sud (cf. carte des sols de la figure 19).

Les sols tourbeux du centre de la cuvette se trouvent enrichis d'une part, en matière organique et d'autre part, en argile. De plus comme cela a déjà été signalé, l'existence de passées de granulométries irrégulières donne à la circulation de l'eau dans cette zone de bas-fond, un caractère anarchique. C'est ainsi que la fosse CF 43 présente sur ses différentes faces deux profils dont l'hydromorphie n'est pas la même par suite des variations importantes de la texture.

Dans cette zone on retrouve les principaux mécanismes des zones précédentes mais ils prennent un caractère tout à fait original par suite du rôle important que joue le filon de dolérite par rapport aux grès. De plus, le renforcement de l'hydromorphie de la cuvette souligne ici l'influence de l'activité anthropique.

CARTE DES SOLS

L'étude des différentes séquences qui a permis de déterminer les types de sols en fonction de la topo-

graphie, de la nature de la roche mère et des processus pédogénétiques (hydromorphie en particulier) a été complétée par une prospection générale à la tarière de la lande du Cap Fréhel. Les observations de terrain et les analyses effectuées au laboratoire ont conduit à l'établissement de la carte des sols. Ceux-ci ont été cartographiés (fig. 19) en distinguant :

- les *rankers* (il n'a pas été tenu compte dans la cartographie des variations que présente ce groupe par suite de la proximité des filons de dolérite);
- les sols à *pseudogley*;
- les sols *humiques à gley*;
- les sols *tourbeux*;
- et enfin les *sols bruns* établis sur les affleurements de la dolérite.

En conclusion, l'étude pédologique de la lande du Cap Fréhel a montré que les deux facteurs qui déterminent l'évolution pédogénétique des sols est d'une part, l'hydromorphie conditionnée par la topographie et la structure géologique, et d'autre part, la richesse en bases des filons de dolérite altérée.

Cette lande peut se diviser en trois zones :

— Dans la première, les sols sont établis sur les grès de Fréhel et le drainage est contrarié par quelques filons de dolérite transversaux. Sur les pentes de grès s'établit la caténa suivante : *Ranker cryptopodzolique* au sommet, *sol à pseudogley* par suite du lessivage oblique des colloïdes qui s'accumulent dans les profils, à mi-pente, *sol à amphigley* (pseudogley superposé à un horizon de gley profond) lié à la présence d'une nappe permanente. Cette nappe est retenue dans les colluvions sableuses par le barrage naturel constitué par le filon de dolérite altérée en argile imperméable (argile gonflante : smectite).

— Dans la seconde, l'écoulement se fait parallèlement aux filons de dolérite beaucoup plus nombreux. Le rôle de l'hydromorphie est plus réduit tandis que l'influence de l'apport de bases en provenance de la dolérite est nettement marquée. Cette influence se fait sentir soit par les apports en solution lors du lessivage oblique des cations, soit sous forme discrète, par remaniement le long des pentes,

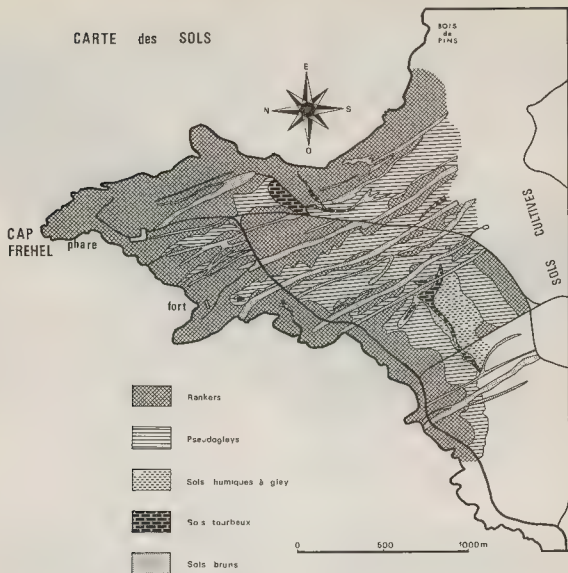


FIG. 19. — Carte des sols de la lande du Cap Fréhel.

de cailloutis et de blocs de dolérite. Des traces d'incendies visibles dans certains horizons inférieurs, témoignent de l'activité anthropique dans cette zone.

— Dans la troisième zone, le drainage ne peut se faire librement et des *sols tourbeux* occupent le fond des cuvettes ennoyées de façon quasi permanente. Bien qu'établis sur des grès acides, ces sols sont

relativement bien pourvus en bases, car ils occupent des dépressions encaissées entre des filons de dolérite importants, où le drainage est quasiment nul.

Enfin lorsque les filons de dolérite sont suffisamment larges, un *sol brun* s'établit à l'affleurement.

La carte pédologique synthétise ces observations et donne la répartition de ces cinq types de sols.

Du point de vue de l'évolution et de l'aménagement des sols, la lande du Cap Fréhel apparaît comme climacique, en équilibre avec le climat (pluviométrie, vents dominants), la roche mère et la végétation caractéristique. Mis à part les sols profonds et assez riches en bases établis sur les bas de pente ou la dolérite, la pauvreté du complexe absorbant des rankers de sommet gréseux offre peu de possibilité de rétention des cations. Sous réserve d'amendement phosphorique, seul un reboisement local permettrait d'exercer une action positive vis-à-vis du vent qui constitue un des facteurs limitant de la végétation.

BIBLIOGRAPHIE

- BLANCHET (R.), PERIGAUD (S.), CHAUMONT (C.) et NADEAU (J.C.), 1960. — Acidité d'échange et aluminium libre ou échangeable des sols. *Ann. Agr.*, **6**, 621-649.
- BONHOMME (M.), COGNE (J.), LEUTWEIN (F.) et SONET (J.), 1966. — Données nouvelles sur l'âge des séries rouges du golfe normano-breton. *C.R. Acad. Sc., Paris*, **262** (D), 606-609.
- CHANG (S.C.) et JACKSON (M.L.), 1958. — Soil phosphorus fractions in some representative soils. *Journ. of soil Sc.*, **9**, 1, 109-119.
- ESTÉOULE (J.) et GUYADER (J.), 1969. — L'aluminium échangeable et le lessivage dans quelques sols de Haute-Bretagne. *Bull. Soc. Géol. et Minér. Bretagne*, Série C, T₁, Fasc. 2, 71-84.
- GAUSSEN (H.), 1963. — Les cartes bioclimatiques et de la végétation. Principes directeurs et emploi de la couleur. *Sc. du Sol*, **1**, 117-130.
- GUYADER (J.), 1967. — Etude pédologique des sols de la région de Plouasne-Tréfumel — Le Quiou (Côtes-du-Nord). Thèse de Doctorat 3^e cycle, Université de Rennes, 1967, 99 p.
- ROCHETTE-PINEL (A.), GIOT (P.R.) et DUMESNIL (P.), 1965. — Datation de la trachyandésite de Plourivo (Côtes-du-Nord). *Bull. Soc. Géol. France, Paris*, (7) **7**, 563-566.
- TURC (L.), 1961. — Evaluation des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle. *Ann. Agr.*, **12**, 1, 13-49.
- VELDE (D.), 1972. — Les filons doléritiques du Nord de la Bretagne. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (7) **XII**, 1970, n° 5, 843-855.

ANNEXE 1

Données analytiques des profils CF 10 à 23 (tableaux X à XVII)

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (mèq./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF 10-1	14,51	7,26	0,507	14,32	4,49	3,65	2,87	3,35	0,23	0,37	6,82	23,4	29,15

Tableau X : Données analytiques du profil CF 10

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (mèq./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF11-1	9,94	4,97	0,384	12,96	4,67	3,50	1,11	2,38	0,11	0,28	3,88	15,88	24,43
CF11-2	5,84	2,92	0,221	13,21	4,48	3,61	0,48	4,71	0,13	0,39	5,71	29,88	19,11

Tableau XI : Données analytiques du profil CF 11

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (mèq./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF12-1	18,04	9,02	0,518	17,41	4,28	3,38	2,14	4,44	0,15	0,38	7,11	27,50	25,85
CF12-2	5,47	2,74	0,155	17,61	4,38	3,46	0,86	1,54	0,10	0,20	2,70	10,25	26,34
CF12-3	3,69	1,84	0,076	24,40	4,84	3,61	0,53	1,03	0,05	0,14	1,75	7,00	25,00
CF12-4					4,76	3,78	0,50	1,13	0,05	0,14	1,82	10,50	17,33

Tableau XII : Données analytiques du profil CF 12

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (mèq./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF13-1	5,88	2,94	0,252	11,67	4,63	4,08	0,23	0,53	0,05	0,33	1,14	12,25	9,31
CF13-2	2,88	1,44	0,084	17,13	4,88	4,18	0,16	0,40	0,08	0,13	0,77	7,25	10,62
CF13-3	2,34	1,17	0,036	32,11	4,98	4,16	0,10	0,56	0,05	0,13	0,84	11,63	7,22
CF13-5					4,97	4,16	0,20	0,83	0,05	0,18	1,08	8,13	13,28

Tableau XIII : Données analytiques du profil CF 13

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (mèq./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF14-1	26,08	13,04	1,190	10,96	4,95	4,37	0,90	4,20	0,20	1,05	6,35	47,00	13,51
CF14-2	8,66	4,33	0,389	11,13	4,95	4,32	0,29	1,90	0,19	0,90	3,28	30,75	10,67
CF14-3	1,32	0,66	0,062	10,68	5,19	4,03	0,93	5,88	0,19	0,74	7,74	14,83	52,90
CF14-4					5,53	4,15	0,75	4,20	0,08	0,38	5,41	7,38	73,51

Tableau XIV : Données analytiques du profil CF 14

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (mèq./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF15-1	19,13	9,56	0,619	15,45	4,76	4,27	3,23	9,24	0,23	1,96	14,66	52,88	27,72
CF15-2	13,98	6,99	0,672	10,40	5,09	4,36	1,37	4,32	0,33	1,20	8,22	39,63	20,74
CF15-3	3,16	1,58	0,137	11,51	5,37	4,10	2,31	12,00	0,51	1,27	16,09	29,38	54,77
CF15-4					5,87	4,41	2,72	3,96	0,07	0,34	7,09	7,1	106,00
CF15-5					5,95	4,70	0,53	2,11	0,03	0,20	2,87	3,00	95,67

Tableau XV : Données analytiques du profil CF 15

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (mèq./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF16-1	12,12	6,06	0,484	12,52	4,52	3,47	1,15	2,46	0,12	0,54	4,27	23,50	18,17
CF16-2	4,45	2,22	0,148	15,03	5,10	3,80	0,79	2,30	0,05	0,30	3,44	12,88	26,71
CF16-3	3,06	1,53	0,092	16,57	5,40	3,92	1,33	5,52	0,06	0,42	7,33	17,38	42,17
CF16-4					5,77	4,38	5,16	17,40	0,04	1,19	23,79	23,80	100,00

Tableau XVI : Données analytiques du profil CF 16

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (mèq./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF20-1	11,47	5,74	0,420	13,66	5,44	4,47	2,11	5,76	0,11	0,75	8,73	29,75	29,34
CF20-2	7,54	3,77	0,300	12,56	5,87	4,45	1,81	4,80	0,13	0,56	7,30	23,88	30,57
CF20-3	1,12	0,56	0,050	11,20	5,66	4,36	0,71	1,75	0,05	0,22	2,73	6,75	40,44
CF20-4					5,78	4,33	0,95	4,44	0,06	0,29	5,74	7,13	80,50
CF20-5					5,83	4,65	0,34	0,82	0,02	0,09	1,27	2,13	59,62
CF20-6					6,41	4,78	1,44	7,20	0,07	0,34	9,05	9,00	100,00

Tableau XVII : Données analytiques du profil CF 20

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (mèq./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF23-1	8,08	4,04	0,330	12,25	5,20	4,11	2,45	2,88	0,10	0,20	5,63	17,63	31,93
CF23-2	7,84	3,92	0,258	15,20	4,85	3,66	1,13	1,09	0,05	0,18	2,45	16,13	15,19
CF23-3					4,88	3,64	1,16	1,20	0,03	0,23	2,62	12,00	21,83
CF23-4					4,65	3,77	0,63	0,70	0,02	0,23	1,58	10,00	15,80
CF23-5					5,05	3,84	0,31	0,38	0,01	0,07	0,77	6,25	12,32

Tableau XVIII : Données analytiques du profil CF 23

ANNEXE 2

Données analytiques des profils CF 40 à 47 (tableaux XIX à XXVI)

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (még./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF40-1	36,65	18,33	1,330	13,75	4,82	4,37	2,22	5,08	0,54	1,27	9,11	44,50	20,47
CF40-2	25,65	12,82	0,860	14,07	5,15	4,42	0,93	3,53	0,68	1,03	6,17	42,30	14,59
CF40-3	16,73	8,36	0,550	15,09	5,22	4,41	0,67	3,16	0,85	1,00	5,68	44,60	12,74
CF40-4	2,10	1,05	0,076	13,92	5,42	4,38	1,00	4,22	0,39	0,47	6,08	13,80	44,06

Tableau XIX : Données analytiques du profil CF 40

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (még./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF41-1	11,29	5,64	0,400	14,00	4,97	3,95	1,61	4,09	0,33	0,60	6,63	25,80	25,69
CF41-2	6,27	3,14	0,168	18,67	5,10	4,02	0,64	1,24	0,18	0,28	2,34	11,90	19,66
CF41-3	1,78	0,89	0,048	18,74	5,64	4,44	0,29	0,45	0,09	0,12	0,95	4,70	20,21
CF41-4					5,61	4,20	0,30	0,85	0,07	0,11	1,33	2,30	57,82
CF41-5					5,75	4,23	0,39	1,34	0,08	0,12	1,93	2,60	74,23

Tableau XX : Données analytiques du profil CF 41

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (még./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF42-1	5,35	2,67	0,143	18,73	4,79	3,78	0,55	0,52	0,09	0,14	1,30	11,90	10,92
CF42-2	2,01	1,00	0,039	25,64	5,28	4,42	0,09	0,10	0,03	0,09	0,30	4,20	7,14
CF42-3					5,31	4,47	0,08	0,07	0,02	0,05	0,22	1,70	12,94
CF42-4					5,82	4,33	0,14	0,30	0,03	0,05	0,52	1,20	43,33

Tableau XXI : Données analytiques du profil CF 42

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (még./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF43-1	4,64	2,32	0,140	16,59	4,73	3,78	0,44	0,83	0,19	0,19	1,65	10,00	16,50
CF43-2	4,20	2,10	0,084	25,01	5,39	4,15	0,21	0,73	0,17	0,17	1,28	10,40	12,31
CF43-3	2,10	1,05	0,034	31,31	5,49	4,31	0,16	0,51	0,10	0,12	0,89	4,70	18,94
CF43-4							0,28	1,24	0,07	0,12	1,71	3,00	57,00
							0,27	1,33	0,07	0,11	1,78	2,50	71,20

Tableau XXII : Données analytiques du profil CF 43

	MATIERES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (még./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF44-1	6,97	3,48	0,157	22,23	4,68	3,55	0,99	1,17	0,10	0,14	2,40	10,30	23,30
CF44-2	1,89	0,95	0,053	17,80	4,85	3,56	0,21	0,38	0,05	0,06	0,70	4,10	17,07
CF44-3	2,66	1,33	0,060	22,06	5,17	4,03	0,07	0,19	0,03	0,05	0,34	5,40	6,29

Tableau XXIII : Données analytiques du profil CF 44

	MATIÈRES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (még./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF45-1	6,13	3,06	0,179	17,10			1,07	1,92	0,15	0,15	3,29	12,40	26,53
CF45-2	3,12	1,56	0,102	15,28			0,35	0,58	0,07	0,07	1,07	6,10	17,54
CF45-3	1,20	0,60	0,045	13,40			0,17	0,41	0,04	0,06	0,68	2,90	23,45

Tableau XXIV : Données analytiques du profil CF 45

	MATIÈRES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (még./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF46-1	8,34	4,17	0,294	14,19			1,45	1,67	0,19	0,21	3,52	13,60	26,88
CF46-2	4,74	2,37	0,192	12,35			0,42	0,43	0,05	0,13	1,03	10,20	10,10
CF46-3	0,80	0,40	0,034	11,76			3,13	16,74	0,05	0,53	20,45	31,60	64,72
CF46-4							7,63	24,18	0,08	0,93	32,82	46,70	70,28

Tableau XXV : Données analytiques du profil CF 46

	MATIÈRES ORGANIQUES				p H		CATIONS ECHANGEABLES (még./100g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Mo %	C %	N %	C / N	H ₂ O	KCl	Ca	Mg	K	Na	S	T	V %
CF47-1	7,89	3,95	0,378	10,44			2,76	3,16	0,18	0,24	6,34	20,10	31,54
CF47-2	6,11	3,06	0,269	11,37			3,13	4,59	0,07	0,40	8,19	17,40	47,07
CF47-3	2,58	1,29	0,081	15,95			3,15	5,95	0,03	0,43	9,56	14,20	67,32
CF47-4							5,36	8,87	0,02	0,83	15,08	15,10	100,00

Tableau XXVI : Données analytiques du profil CF 47

LES SOLS DE LANDE DES MONTS D'ARRÉE

par Jacques ESTEOULE,
Jean GUYADER et Alain JIGOREL

Laboratoire de Génie Civil, Minéralogie et Géotechnique,
Institut National des Sciences Appliquées,
20, avenue des Buttes de Coësmes, 35043 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

L'étude des sols de landes de la région des Monts d'Arrée met en évidence, à côté des rankers établis sur les sommets, différents sols de la séquence podzolique :

- sols cryptopodzoliques bruns au Mont Cragou,
- sols ocres podzoliques à Trédudon,
- sols cryptopodzoliques humifères et podzols humo-ferrugineux à Brasparts.

Selon la topographie, ces différents types de sols sont affectés par une hydromorphie plus ou moins développée.

L'évolution podzolique est présentée en soulignant le rôle des facteurs pédologiques stationnels (nature des roches mères, pluviométrie, topographie, texture des sols).

ABSTRACT

The study of heathland soils of Monts d'Arrée area shows rankers established on the tops and different podzolic soils on the slopes:

- "sols bruns cryptopodzoliques" in Mont Cragou,
- "sols ocres podzoliques" in Trédudon,
- "sols cryptopodzoliques humifères" and "podzols humoferrugineux" in Brasparts.

According to topography, these different soils may be more or less affected by hydromorphy.

The effects of local soil-forming agents (parent material, climate, topography, texture of soils) on podzolic evolution are discussed.

I. — CADRE GÉOLOGIQUE (fig. 1)

Les landes étudiées dans la région des Monts d'Arrée (Finistère Nord) sont établies sur des formations hercyniennes qui bordent le massif granitique de Huelgoat dont les caractères géologiques essentiels ont été décrits par Barrois (1886). Le massif granitique de Huelgoat a grossièrement la forme d'une ellipse orientée Est-Ouest, parallèle aux formations sédimentaires encaissantes. Il occupe le centre d'un anticlinal dévonien édifié lors des phases

bretonne et sudète de l'Orogenèse hercynienne. Ce massif granitique a un contact discordant avec les formations sédimentaires dans lesquelles il a développé une auréole de métamorphisme très variable (CONQUÉRÉ F., 1966).

Trois stations ont été choisies dans la région des Monts d'Arrée pour rendre compte de la variété des conditions locales (fig. 1) :

- Deux stations dans la Montagne d'Arrée, au Mont Cragou et au Nord de Trédudon-Le-Moine.

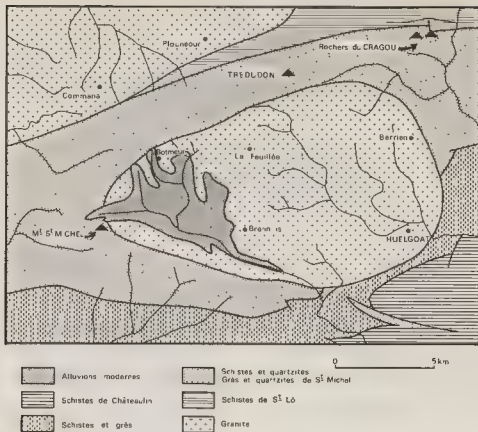


FIG. 1. — Esquisse géologique de la région des Monts d'Arrée (d'après la carte géologique de Morlaix au 1/80 000, 2^e édition) et localisation des stations étudiées (▲).

A. LES STATIONS DU CRAGOU ET DE TRÉDUDON.

Les Monts du Cragou et de Trédudon font partie de la chaîne de la Montagne d'Arrée; celle-ci est orientée N-NE, S-SO, et se situe à mi-distance entre les massifs granitiques de Commana au Nord et de Huelgoat au Sud. Cette chaîne forme une véritable barrière quasi-continue qui comprend de nombreux hauts reliefs qui sont d'Est en Ouest : les rochers du Cragou (268 m), Roc Trédudon (368 m), Roc Trézézel (344 m) et les rochers de Caranoet (300 m). Ces hauts reliefs sont le résultat d'un plissement très intense qui a donné des plis serrés déjetés vers le Nord-Ouest. La schistosité qui s'est développée dans

les schistes et quartzites de Plougastel a une direction subparallèle à la stratification mais présente un pendage vers le Sud-Est moins important : la schistosité a un pendage de 50° tandis que la stratification a un pendage de l'ordre de 80° (LUCAS G., LANG J. et LE VOT B., 1967). L'intersection des plans de stratification, de schistosité, et de fractures qui ont pour la plupart une direction N 100 à N 110°, permet un débit de la roche en esquilles d'importance variable.

Les schistes et quartzites de Plougastel sont des roches de couleur bleu-foncé à noir, très dures, plus ou moins fissiles, pratiquement inaltérables.

Au microscope optique, les quartzites appa-rais-

sont constitués de grains de quartz aux limites nettes cimentées par une faible quantité de séricite et de quartz finement cristallisé. Les minéraux accessoires sont la tourmaline, le sphène, le zircon et des oxydes de fer.

Les schistes sont constitués par une alternance régulière de lits de quartz et de phyllites micro-plissées. La présence de chloritoïde et surtout de biotite montre que ces roches ont subi un métamorphisme général (LUCAS G., COLLOMB P. et BEAUDOU A., 1967). La pyrophyllite a également été mise en évidence, lors de l'étude aux rayons X, de la fraction fine des sols.

B. STATION DE LA MONTAGNE SAINT-MICHEL.

La Montagne Saint-Michel est située à la pointe Ouest du massif granitique de Huelgoat. Cette colline, comme celle voisine du signal de Toussaines, fait partie des plus hauts reliefs du Massif Armoricain (Montagne Saint-Michel : 391 m, signal de Toussaines : 387 m). La Montagne Saint-Michel appartient au flanc Sud d'un vaste anticlinal centré sur le massif de Huelgoat et dont l'axe a une direction N 70° (LUCAS G., LANG J. et LE VOT B., 1967). Le substratum est formé de grès blancs qui appartiennent à la formation des grès armoricains datés de l'Arenig (BARROIS Ch., 1885-1886; GINSBURG L. et LUCAS G., 1949; DEUNFF J., RENAUD A. et PHILIPPOT A., 1951; LUCAS G., COLLOMB P. et BEAUDOU A., 1967).

Les grès armoricains de la Montagne Saint-Michel sont des grès fins, homogènes et de couleur blanche. Les bancs de grès sont séparés par des petits niveaux schisteux jaunâtres.

En lame mince, les grains de quartz qui ont une taille voisine de 100 μ , présentent une extinction roulante très marquée. Le ciment est essentiellement formé de quartz très fin et de quelques paillettes de séricite (LUCAS G., COLLOMB P. et BEAUDOU A., 1967).

En résumé, les roches mères des sols étudiés dans la région des Monts d'Arrée (schistes et quartzites de Plougastel et grès armoricain) sont représentées par des formations siliceuses relativement peu altérables et très pauvres en bases. Si les grès armoricains de la Montagne Saint-Michel apparaissent comme dépourvus de cations (tableau I), les schistes et quartzites de Plougastel s'avèrent légèrement plus riches, surtout en sesquioxydes d'aluminium et de fer.

Du point de vue de l'altération, les schistes et quartzites de Plougastel fournissent un matériau limoneux alors que le grès armoricain s'altère en sable.

II. — LES DONNÉES CLIMATIQUES

Les données météorologiques des stations de Brennilis et de Pleyber-Christ sont, sans aucun doute,

TABLEAU I

Analyses de quelques éléments métalliques des roches mères après attaque fluorhydrique

Formations	CaO	MgO	K ₂ O	Na ₂ O	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃
Schistes et quartzites de Plougastel (Cragou et Trédudon le Moine)	0,17	0,64	2,80	0,41	28,80	7,71
Grès armoricains (Montagne S ^t Michel)	tr.	0,03	0,30	tr.	3,06	tr.

insuffisantes pour caractériser le climat des Monts d'Arrée. En effet, la position géographique de Pleyber est trop septentrionale et celle de Brennilis trop favorable à une pluviométrie élevée.

Néanmoins, en l'absence de données microclimatiques sur les sites étudiés, elles ont servi de base à l'établissement des diagrammes ombrothermiques de Gaussen, à l'évaluation des bilans hydriques (station de Brennilis) par la méthode de Turc et au calcul du drainage par la formule d'Aubert et Hénin.

A. DIAGRAMME OMBROTHERMIQUE DE GAUSSEN.

Les diagrammes établis pour Pleyber-Christ et Brennilis (fig. 2 a et b) soulignent des différences climatiques importantes entre ces deux stations, pourtant relativement proches (20 km).

Alors qu'à Brennilis, la valeur encore élevée de la pluviométrie au mois de juillet n'autorise pas de période sèche ni même de période sub-sèche, celles-ci apparaissent nettement à Pleyber-Christ. L'importance des précipitations de la région de Brennilis s'explique par l'interaction entre la dépression où est implantée la centrale nucléaire et l'important relief des Monts d'Arrée (celui de la Montagne Saint-Michel en particulier).

B. DRAINAGE CALCULÉ.

Le calcul du drainage a été effectué en appliquant la formule empirique de AUBERT et HÉNIN (1945) où le coefficient de correction α a été pris respectivement égal à 2 pour le sable, 1 pour le limon et 0,5 pour l'argile (AUBERT G., 1946; DUPUIS J., 1952). Les résultats obtenus pour les deux stations considérées, sont regroupés dans le tableau 2.

Ces chiffres élevés laissent prévoir, pour les sols des Monts d'Arrée établis, pour la plupart, sur les formations dites des « schistes et quartzites de Plou-gastel » et sur celle des « grès armoricains », une pédogénèse nettement podzolisante. Le caractère

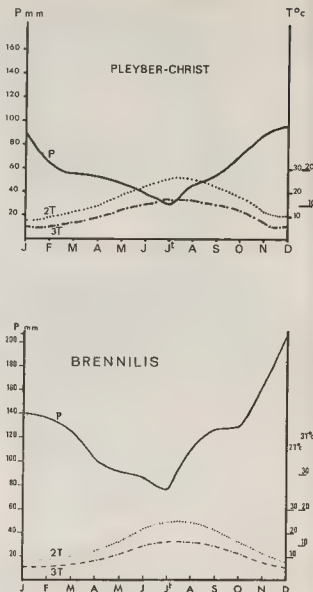


FIG. 2. — Diagrammes ombrothermiques :
a) Pleyber-Christ,
b) Brennilis.

acide de ces roches dont l'altération fournit peu de matériaux fins, se conjugue avec l'influence des pentes souvent fortes qui favorisent le lessivage oblique.

TABLEAU 2

Valeurs du drainage calculé pour les stations de Brennilis et Pleyber-Christ

Stations	Valeurs du drainage calculé des sols (m/m) :		
	Sableux	Limoneux	Argileux
BRENNILIS	1182	963	697
PLEYBER-CHRIST	695	503	331

C. BILAN HYDRIQUE.

Le « drainage climatique » mensuel a été évalué, selon la méthode de Turc, à partir des données de la station de Brennilis (tableau 3).

La représentation sous forme de diagramme (fig. 3) permet de se faire une idée de la quantité d'eau « disponible » dans le sol en tenant compte des deux facteurs antagonistes que sont la pluviométrie d'une part et le couple évaporation/transpiration lié au climat et à la végétation, d'autre part.

Le diagramme montre, qu'en dehors d'une très courte période centrée sur le mois de juillet, les besoins en eau de la végétation sont plus que largement couverts tout au long de l'année. Ils laissent

une large possibilité au drainage climatique qui est intense surtout pendant la période hivernale. L'importance du drainage auquel s'ajoute le caractère acidifiant de la végétation (CLÉMENT B., GLOAGUEN J.C. et TOUFFET J., 1974; CLÉMENT B., 1978), établie sur les sols de landes, permet d'envisager une désaturation du complexe absorbant et une évolution ralentie de la matière organique qui maintient un humus brut.

III. — ÉTUDE DES SOLS

Les études préliminaires effectuées dans la région des Monts d'Arrée ont souligné d'une part, la pré-

TABLEAU 3

Bilan hydrique (Brennilis) calculé selon la méthode de TURC

[illegible]

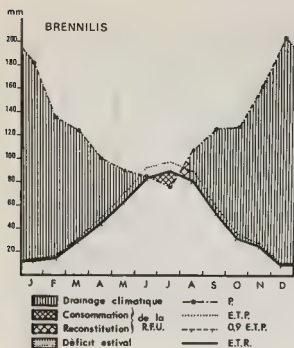


Fig. 3. — Diagramme de Tuxc représentant le bilan hydrique (station de Brennilis).

sence de deux formations géologiques essentielles sur lesquelles la lande est bien développée et, d'autre part, sur le plan climatique, des écarts considérables à faible distance, en particulier au niveau de la pluviométrie (par exemple entre Brennilis et Pleyber-Christ distants de 20 km seulement).

Le rôle joué par ces paramètres auxquels vient s'ajouter l'influence de la topographie nous a conduit à distinguer deux zones d'étude (fig. 1) :

- Le Mont Cragou et Trédudon-Le-Moine sur le flanc Sud de la Montagne d'Arrée.
- Le flanc Est de la Montagne Saint-Michel.

A. LA STATION DU MONT CRAGOU (fig. 4).

La zone étudiée correspond à la partie orientale de la Montagne d'Arrée. Dix fosses pédologiques (profils C R 1 à C R 9) ont été creusées le long de

la pente exposée au Sud et établie sur la formation des schistes et quartzites de Plougastel. Le sommet du Mont Cragou est occupé par des éperons rocheux (culminant à 270 m) au voisinage desquels s'établissent des lithosols et des rankers (profil C R). Sur les éboulis de pente, se développent des sols de type podzolique présentant parfois une légère hydromorphie à la faveur de replats (profils C R 1 à C R 5). La dépression, où se sont accumulées les colluvions, est occupée par des sols hydromorphes à pseudogley passant progressivement à des sols tourbeux (profils C R 6 à C R 9).

1. Les rankers.

a) Description du profil C R (fig. 5, a et b).

Ce sol, situé en sommet de pente et sur lequel se développe une lande xérophile (CLÉMENT B., GLOAGUEN J.C. et TOUFFET J., 1974) présente le profil type des rankers.

Sous une abondante litière A_0 (13 cm) :

0 à 17 cm, A_1 : Horizon noir, très humifère, de structure particulière à tendance pulvérulente. Enracinement moyen. Limite inférieure tranchée et irrégulière. 17 cm et plus, R : Gros blocs de schistes et quartzites non altérés.

b) Caractères analytiques (tableau 4).

De texture limoneuse (fig. 5 b), l'horizon organique est constitué par un moder de rapport C/N voisin de 15.

Les pH eau et KCl très faibles (respectivement 3,83 et 2,87) ainsi que le Δ pH égal à une unité sont en accord avec le faible taux de saturation du complexe (4 %).

2. Les sols de type podzolique.

La pente du Mont Cragou qui varie de 10 à 20 % porte des sols à caractères assez constants qui permettent de les classer parmi les sols cryptopodzoliques. Le profil C R 1 a été choisi pour représenter ce groupe de sols.

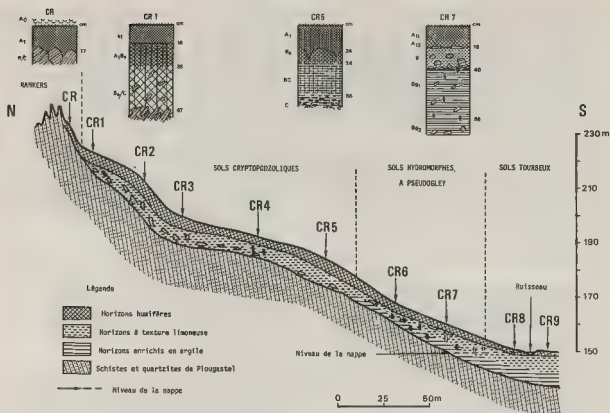


FIG. 4 — Coupe schématique de la pente du Mont Cragou montrant l'emplacement des fosses pédologiques étudiées et les différents types de sols.

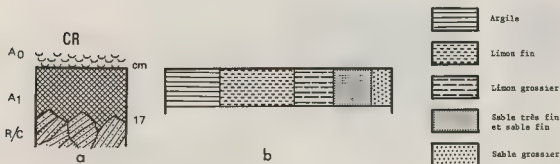


FIG. 5. — Sol de sommet de pente : ranker (C R) :
a) schéma du profil, b) granulométrie.

a) Description du profil (fig. 6 a et b).

Sous une litière mince de feuilles de fougères :

0 à 16 cm, A_1 : Horizon très organique, de couleur brun noir 10 YR 2/2. Structure particulière à grumeleuse fine peu développée et texture limono-sableuse; quelques cailloux. Chevelu dense de racines d'Agrostis et de rhizomes de fougères. Limite inférieure nette et régulière.

16 à 35 cm, A_1B_1 : Horizon humifère, brun sombre (7,5 YR 4/3-2) dans sa partie supérieure, brun (10 YR 4/3) dans sa partie inférieure. Structure particulière fine, peu développée. Texture limono-sableuse; quelques cailloux disposés à plat et graviers de schistes répartis dans l'ensemble de l'horizon; assez friable et frais. Enracinement décroissant avec la profondeur. Limite inférieure distincte et progressive.

35 à 67 cm, B_1/C : Horizon encore faiblement humifère, de couleur brun-jaunâtre (10 YR 5/4). Même texture que les horizons sus-jacents et structure un peu mieux développée; assez compact mais frais. Nombreux cailloux de schistes.

67 cm et plus : Développement important des blocs de schistes verticaux entre lesquels s'insinue le matériel de l'horizon B_1/C .

b) Caractères analytiques (tableau 5).

Le sol développé dans la partie supérieure de la pente, présente un profil du type A, AB, C. Les

horizons organiques de texture limoneuse reposent sur un horizon de texture similaire qui devient progressivement plus sableux au niveau de la roche mère. Le taux de matière organique très élevé (20,2 %) est encore important en profondeur (6,5 % en B_1/C). La valeur du rapport C/N de l'humus (14) permet de le classer parmi les modérés. Les pH faibles dans l'horizon humifère (pH KCl : 3,1 en A_1) augmentent régulièrement dans les horizons minéraux pour atteindre une valeur voisine de 4,4. Les taux de saturation très faibles dans l'ensemble du profil sont néanmoins plus élevés en surface et s'expliquent par une plus forte teneur en matière organique et en argile.

L'abondance de la matière organique (dont le taux est encore de 7,2 % à 67 cm de profondeur), l'absence d'horizon d'accumulation de l'argile et des cations, le taux important d'aluminium et de fer libres dans tout le profil permettent de classer ce sol dans le groupe des sols cryptopodzoliques, sous-groupe humifère.

Les données analytiques des profils CR 2, CR 3, CR 4 et CR 5 qui présentent globalement les mêmes caractères que CR 1 sont consignées en annexe. Dans le détail, elles montrent une variation régulière de la teneur en matière organique (22,5 à 8,2 %) et une tendance à la mobilisation de l'alumine libre qui situent ces sols à la limite des sols cryptopodzoliques bruns.

3. Les sols hydromorphes.

Les sols CR 6 à CR 9 (fig. 4) qui s'échelonnent en bas de la pente, jusqu'à une zone marécageuse traversée par un ruisseau, présentent une pédogénèse dominée par les phénomènes d'hydromorphie. Si la dynamique de l'eau, du sol CR 6, s'effectue par circulation au niveau de l'horizon humifère, les sols CR 8 et CR 9 sont caractérisés par la présence d'une nappe qui envahit tout le profil, rendant difficile le prélèvement d'échantillons. Le profil CR 7, où le battement est plus limité a donc été pris comme exemple.

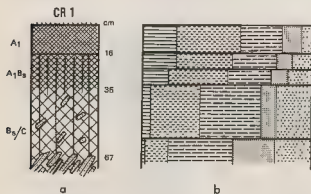


FIG. 6. — Sol cryptopodzolique (CR 1) :
a) schéma du profil,
b) granulométrie.

TABLEAU 4
Données analytiques du profil CR

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
A ₁	24,28	32,43	16,92	16,92	9,45	38,7	22,4	1,510	14,9	3,8	2,9

	CATIONS ÉCHANGEABLES (meq/100 g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V
A ₁	0,60	1,24	0,45	0,21	2,50	63,0	3,97

TABLEAU 5
Données analytiques du profil CR 1

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
A ₁	19,75	38,22	24,77	11,44	5,82	23,5	11,77	0,860	13,7	3,9	3,1
A ₁ B ₅	20,20	32,88	26,15	9,38	11,39	9,5	4,76	0,347	13,7	4,1	3,4
B ₅ /C	15,73	34,82	25,67	9,78	14,00	7,5	3,74	0,274	13,6	4,4	3,7
	5,06	28,82	36,29	9,17	20,66	5,0	2,47	0,160	15,5	4,6	4,2
	2,28	13,64	38,01	24,39	21,68	7,2	3,59	0,380	11,2	4,6	4,4

	CATIONS ÉCHANGEABLES (meq/100 g)				COMPLEXE ABSORBANT			SESQUIOXYDES LIBRES	
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V	Fe ₂ O ₃ %	Al ₂ O ₃ %
A ₁	0,41	0,49	0,29	0,16	1,35	40,10	3,36	2,00	1,78
A ₁ B ₅	0,15	0,23	0,21	0,10	0,69	26,56	2,60	3,30	1,95
B ₅ /C	0,12	0,16	0,22	0,10	0,60	23,05	2,60	3,17	2,50
	0,06	0,10	0,20	0,09	0,45	15,36	2,93	2,60	1,85
	0,08	0,09	0,25	0,10	0,52	27,06	1,86	2,95	3,70

a) Description du profil (fig. 7 a et b).

0 à 13 cm, A₁₁ : Horizon de couleur brun foncé à noir, très humifère, de texture limoneuse, de structure particulière fine mal développée. Friable et très humide. Très bien exploité par les racines. Limite inférieure nette et régulière (couleur).

13 à 18 cm, A₁₂ : Horizon franchement noir, très humifère présentant les mêmes caractères que A₁₁. Limite inférieure soulignée par des débris de schistes altérés disposés à plat.

18 à 40 cm, g : Horizon gris à blanc d'épaisseur variable, de texture limoneuse et de structure peu visible. Compact, très humide et peu exploité par les racines.

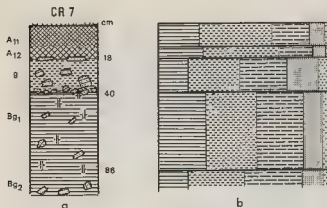


FIG. 7 — Sol hydromorphe de bas de pente (C R 7) —
a) schéma du profil,
b) granulométrie.

Nombreux cailloux de quartz et de schiste surtout localisés à la base de l'horizon.

40 à 86 cm, Bg₁ : Horizon marmorisé typique, de texture limono-argileuse et de structure grossièrement prismatique. Compact et humide. Racines sub-verti-

cales soulignées par des traces d'oxydation.
86 cm et plus, Bg₂ : Horizon à tendance grisâtre, de texture limoneuse et de même structure que Bg₁. Nombreux cailloux de schiste et de quartz en profondeur. Niveau de la nappe à 90 cm en juillet.

b) *Caractères analytiques* (tableau 6).

Le profil du sol C R 7 est celui d'un pseudogley typique; l'humus de l'horizon de surface, très riche en matière organique (40,2 %) est un moder de rapport C/N de 20,71. Les pH, faibles en surface (pH KCl de 3,8) sont néanmoins plus élevés que dans les sols podzoliques décrits précédemment (ranker et sol cryptopodzolique humifère); ils s'élèvent dans les horizons hydromorphes et se stabilisent à 4 au niveau de la nappe.

La valeur relativement élevée de la capacité d'échange des horizons humifères est liée à la forte teneur en matière organique. La diminution de la valeur de T dans les horizons profonds explique le taux de saturation voisin de 65 % au niveau de la nappe car la somme des cations échangeables (S)

TABLEAU 6
Données analytiques du profil CR 7

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lq	Sf	Sq	No %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
A ₁₁	23,81	42,86	22,00	9,13	2,20	40,2	20,19	0,975	20,7	4,6	3,8
A ₁₂	26,54	44,71	20,28	7,22	1,25	27,9	13,97	0,787	17,7	5,2	4,1
g	17,61	30,28	27,90	18,13	6,08					5,3	4,0
Bg ₁	27,99	30,26	27,51	11,18	3,06					5,4	4,1
Bg ₂	17,46	33,02	33,83	12,96	2,73					5,5	4,0

	CATIONS ÉCHANGEABLES (meq/100 g)				COMPLEXE ADSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V
A ₁₁	1,08	1,70	0,29	0,19	3,26	36,80	8,95
A ₁₂	0,73	0,90	0,14	0,16	1,93	35,70	5,40
g	0,84	1,00	0,08	0,08	2,00	5,47	36,56
Bg ₁	1,22	1,03	0,10	0,07	2,42	3,80	63,68
Bg ₂	1,40	0,60	0,09	0,07	2,16	3,30	65,45

varie peu dans tout le profil. Dans ce sol, la dynamique de l'eau présente un caractère mixte : circulation de surface par l'horizon humifère et oscillations de la nappe en profondeur.

En résumé, l'étude de la station du Mont Cragou montre, pour une même roche mère, l'influence de la topographie sur le développement des sols ; la toposéquence fait succéder aux rankers de sommet, les sols cryptopodzoliques humifères de mi-pente et les sols hydromorphes puis tourbeux de bas-fonds. Elle met en lumière l'apparente contradiction entre l'absence de différenciation morphologique des sols

cryptopodzoliques (brunification) et leur nette évolution chimique (teneurs importantes en sesquioxydes libres).

B. LA STATION DE TRÉDUDON - LE MOINE (fig. 8).

La station de Trédudon - Le Moine présente des caractères très proches de ceux du Mont Cragou : substratum identique constitué par les schistes et quartzites de Plougastel, topographie et exposition Sud comparables (fig. 4 et 8). Toutefois, certaines

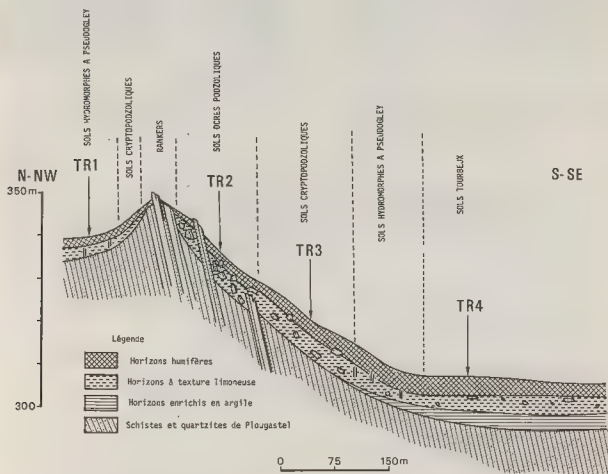


FIG. 8. — Coupe schématique de la pente de Trédudon - Le Moine montrant l'emplacement des fosses pédologiques étudiées et les différents types de sols.

particularités (développement de la lande xérophile à *Vaccinium myrtillus* et à *Ulex europaeus*, présence de très fortes pentes qui atteignent 40 % et à la base desquelles s'accumulent des éboulis à très gros éléments) ont justifié une étude pédologique de cette station.

Une prospection générale à la tarière complétée par l'étude de quatre fosses pédologiques a permis de mettre en évidence tous les types de sols déjà définis au Mont Cragou (rankers de sommet, sols cryptopodzoliques de pente, sols hydromorphes et sols tourbeux). Seules certaines conditions stationnelles particulières (forte pente de l'ordre de 40 % avec éboulis) permettent l'observation de sols à morphologie plus différenciée du type ocre podzolique.

Le profil TR 2, représentatif de ce groupe a été choisi comme exemple.

a) Description du profil (fig. 9 a et b).

0 à 8 cm, A₁₁: Horizon très humifère, de couleur noire, de structure particulière très peu développée.

Très friable et aéré. Enracinement dense. Limite inférieure nette et régulière.

8 à 15 cm, A₁₂: Horizon humifère de couleur noire (7,5 YR 2/2) de texture limono-sableuse et de structure particulière. Gravieres de schistes et quartzites abondants. Enracinement dense. Limite inférieure régulière, distincte.

15 à 26/28 cm, A₃: Horizon encore humifère, de couleur brun violacé (5 YR 2/2) avec taches plus vives (5 YR 3/3). Texture limono-sableuse et structure

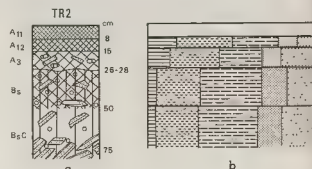


FIG. 9. — Sol ocre podzolique (TR 2):
a) schéma du profil,
b) granulométrie.

TABLEAU 7
Données analytiques du profil TR 2

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
A ₁₁	-	-	-	-	-	54,0	27,0	1,260	21,4	4,3	3,4
A ₁₂	16,87	33,66	27,72	10,74	11,01	21,0	11,7	0,640	18,3	4,5	3,5
A ₃	13,15	29,37	25,31	11,35	20,82	7,7	4,3	0,250	17,2	4,6	3,9
B _s	5,01	26,19	37,06	14,32	17,42	8,1	4,5	0,250	17,3	4,8	4,2
B _{sc}	4,03	25,70	35,41	14,15	20,17	5,0	2,8	0,170	15,4	4,9	4,3

	CATIONS ÉCHANGIABLES (mg/100 g)				COMPLEXE ABSORBANT			SESQUIOXYDES LIBRES	
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V	Fe ₂ O ₃ %	Al ₂ O ₃ %
A ₁₁	0,38	0,64	0,24	0,27	1,53	43,1	3,6	-	-
A ₁₂	0,04	0,22	0,13	0,15	0,54	37,8	1,4	0,65	1,45
A ₃	0,01	0,07	0,07	0,12	0,27	19,3	1,4	2,70	1,87
B _s	0,04	0,06	0,06	0,15	0,31	24,3	1,3	5,80	3,85
B _{sc}	0,02	0,05	0,06	0,13	0,26	17,7	1,5	3,38	2,97

tendant à devenir moins lâche, très friable. Cailloux et graviers abondants. Limite régulière et progressive.

26/28 à 50 cm, B₂: Horizon de couleur brun rouge (5 YR 3/3), de texture limono-sableuse et de structure peu agrégée, friable. Nombreux cailloux et graviers parfois recouverts de matière organique. Limite régulière et progressive.

50 à 75 cm, B₂C: Horizon de transition vers la roche mère, de texture limono-sableuse, à cailloux et graviers très abondants; passage progressif aux dalles de schistes et quartzites.

b) *Caractères analytiques* (tableau 7).

Les horizons humifères à moder-mor ont un C/N élevé (22 en A₁₁) qui se maintient en profondeur (18 en A₁₂ et A₃). La matière organique est présente dans l'ensemble du profil. La texture est limono-sableuse dans tous les horizons.

À côté des caractères d'acidité (pH KCl compris entre 3,4 et 4,3) et de l'extrême désaturation du complexe (V compris entre 1,3 et 3,6), le trait distinctif de ce sol apparaît au niveau des sesquioxydes libres qui ont une concentration maximum dans l'horizon B₂ (Al₂O₃ : 3,85 %, Fe₂O₃ : 5,80 %). Ces données analytiques concourent à classer le sol TR 2 parmi les sols podzolisés. Le caractère uniforme limono-sableux de la texture et la pente forte favorisent la migration des sesquioxydes et de la matière organique. L'existence d'un « ventre » de Fe₂O₃ et Al₂O₃ libres au niveau de l'horizon B₂ permet de le situer dans le groupe des sols ocres podzoliques.

C. LA STATION DE LA MONTAGNE ST MICHEL

Cette station qui a déjà fait l'objet d'études pédologiques antérieures (DUCHAUFOR P., 1948; AUBERT G. 1956 et 1967) doit son originalité à des facteurs pédogénétiques très accusés :

— une topographie accentuée : la Montagne St Michel est un des points culminants de la chaîne des Monts d'Arrée (391 m).

— une roche mère constituée par du grès armo-

ricain, extrêmement pauvre en cations (tableau 1). Sa fragmentation et son altération en général bien développée, conduisent à des formations meubles (blocs et sables limoneux) favorables au phénomène de lessivage.

— un microclimat à pluviométrie très importante (fig. 2 b) dont l'action s'exerce dans le même sens que les deux facteurs précédents.

— une végétation comprenant une forte proportion d'éricacées (CLÉMENT B., GLOAGUEN J.C. et TOUFFET J., 1974; CLÉMENT B., 1978) génératrice d'humus brut acide à décomposition très lente.

La combinaison de ces facteurs permet une évolution de caractère podzolique, comme au Cragou et au Roc Trédudon, mais qui s'accompagne à la Montagne St Michel d'une différenciation morphologique nettement plus marquée allant jusqu'au podzol humoferrugineux.

Trois fosses pédologiques (BR₁, BR₂ et BR₃) ont été creusées le long de la pente de la Montagne St Michel exposée à l'Est (fig. 10). De plus un profil (BR₄) situé près du lieu-dit la « Croix de Botmeur » a été étudié en détail.

1. *Les sols cryptopodzoliques humifères (ranker cryptopodzolique).*

a) *Description du profil BR 1 (fig. 11 a et b).*

Au-dessous d'une litière (A₀ = 12 cm) constituée de feuilles de fougères et de molinies présentant un début de décomposition dans sa partie inférieure :

0 à 60 cm, A₁₁ : Horizon humifère gras et humide de couleur noire (7,5 YR 2/0) emballant des cailloux et des blocs de grès armoricain, propres et peu altérés. Structure particulière fine peu développée. Limite inférieure nette et irrégulière.

60 à 70 cm, A₂/A₃ : Horizon peu humifère de couleur grise. Faible infiltration de matière organique noire non adhérente aux cailloux. Développement important des graviers et petits cailloux. Horizon frais, très meuble, présentant des vides importants. Limite inférieure nette et peu régulière.

70 à 88 cm, B₁ : Horizon très humifère de couleur noire, 5 YR 2/1. Matière organique faiblement agrégée adhérente aux cailloux sous forme de revêtements

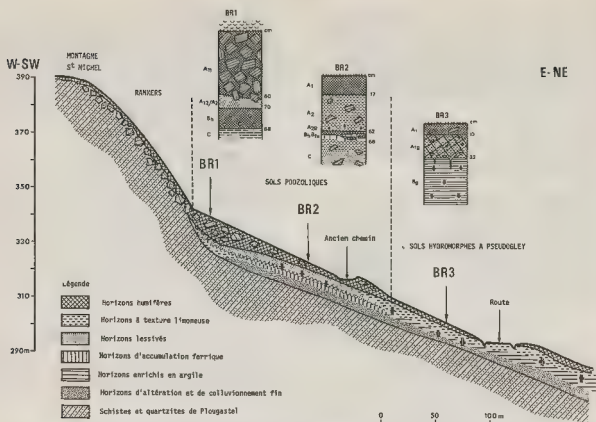


FIG. 10. — Coupe schématique de la pente de la Montagne St-Michel montrant l'emplacement des fosses pédologiques étudiées et les différents types de sols.

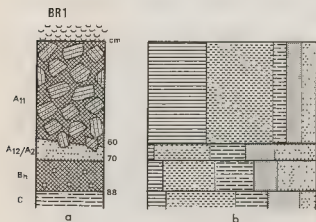


FIG. 11. — Sol cryptopodzolique humifère (B R 1) :
a) schéma du profil,
b) granulométrie.

épais et gras. Cailloux et graviers très nombreux. Horizon humide à enracinement faible. Limite inférieure nette et régulière.

88 cm et plus, C: Horizon d'altération du grès, gris brun à gris clair (10 YR 7/1), de texture limono-sableuse et sans structure définie. Infiltration diffuse de matière organique dans sa partie supérieure. Cailloux et graviers de grès très altérés, abondants. Enracinement nul.

b) *Caractères analytiques* (tableau 8).

La fraction minérale de la terre fine est surtout représentée par des limons (environ 50 %) et des sables (30 à 43 %). La matière organique des horizons de surface est un moder-mor de rapport C/N de 22; le C/N de l'humus de l'horizon B_n d'accumulation est de 17,6.

TABEAU 8
Données analytiques du profil BR 1

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
A ₁₁	-	-	-	-	-	72,2	40,1	1,820	22,0	3,8	2,7
A ₁₂ /A ₂	4,25	32,68	20,43	17,49	25,15	1,2	1,1	-	-	-	-
B _h	8,79	30,97	22,89	14,55	22,80	22,0	12,2	0,690	17,6	4,3	3,5
C	11,38	41,55	18,48	19,22	9,37	-	-	-	-	4,4	3,9

	CATIONS ÉCHANGEABLES (meq/100 a1)				COMPLEXE ABSORBANT			SLSQUINOXYDES LIBRES	
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V	Fe ₂ O ₃ %	Al ₂ O ₃ %
A ₁₁	2,70	8,43	0,88	0,15	12,2	117,0	10,4	0,10	0,28
A ₁₂ /A ₂	1,16	2,85	0,25	0,15	4,4	30,0	14,7	0,11	0,26
B _h	0,43	0,71	0,27	0,11	1,5	49,5	3,1	0,38	1,79
C	0,57	0,09	0,05	0,03	0,7	2,2	33,6	0,53	0,07

La réaction du sol est très acide dans l'ensemble du profil (pH KCl compris entre 2,7 et 3,9) et le Δ pH voisin de 1 est en accord avec un taux de saturation faible (de 3,1 à 33,6 %). Le pourcentage de sesquioxides libres le plus remarquable est celui de l'Al₂O₃ au niveau de l'horizon B_h (1,79 %).

La considération de ces caractères permet de classer le profil BR 1 parmi les sols cryptopodzoliques humifères. Le taux d'Al₂O₃ libre traduit une évolution chimique de type podzolique et le début de différenciation morphologique est souligné par la présence d'un horizon A₁₂/A₂ plus pauvre en matière organique.

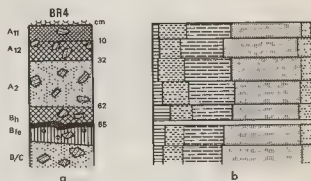


FIG. 12. — Podzol humo-ferrugineux (BR 4) :
a) schéma du profil,
b) granulométrie.

2. LES PODZOLS.

a) Description du profil BR 4 (fig. 12 a et b).

Le profil BR 4 a été décrit près de la carrière de Croix Cassée (Botmeur) qui exploite la formation

des grès armoricains. Il est établi au milieu d'une pente de 20 % sur les formations d'altération remaniées du grès. La végétation est constituée par une lande mésophile à *Erica ciliaris*, *Ulex galii* et *Molinia caerulea*.

Sous une litière mince de feuilles de molinies et de fougères :

0 à 10 cm, A₁₁ : Horizon très humifère de couleur noire (7,5 YR 2/0), de structure particulière à tendance grumeleuse fine peu développée et de texture sablo-limoneuse. Nombreux grains de quartz lavés. Enracinement dense. Limite inférieure progressive marquée par l'apparition de cailloux de grès colorés par la matière organique.

10 à 32 cm, A₁₂ : Horizon humifère de couleur gris foncé, 10 YR 4/1. Mêmes caractères que ceux de l'horizon A₁₁ mais proportion de cailloux plus importante. Enracinement moins développé. Limite inférieure progressive et régulière.

32 à 63 cm, A₂ : Horizon de couleur gris-rosâtre (7,5 YR 6/2) à plages blanchies dans sa partie supérieure (10 YR 6/2). Structure particulière, friable et texture sablo-limoneuse. Infiltrations irrégulières de matière organique noire entre les blocs de grès et les graviers. Peu exploité par les racines. Limite inférieure nette et irrégulière.

62 à 82 cm, B_h : Horizon humifère d'accumulation de couleur brune (7,5 YR 3/2) de texture limono-

sableuse et de structure particulière très friable. Blocs, graviers et sables abondants enrobés par la matière organique. Circulation d'eau latérale importante. Peu de racines. Limite inférieure très nette et onduleuse.

82 à 90 cm, B_{fe} : Horizon d'accumulation de couleur brun rouge (7,5 YR 5/6) de texture sablo-limoneuse et de structure particulière. Blocs et graviers abondants. La partie supérieure de l'horizon est soulignée par un dépôt ferrugineux concrétionné sous forme de taches et de bandes superposées de couleur très vive; les graviers de grès sont imprégnés d'oxyde de fer. Limite inférieure progressive et onduleuse.

90 cm et plus, C : Horizon constitué par des colluvions gréseuses altérées, de couleur jaune pâle (10 YR 7/5), de texture sablo-limoneuse. Cailloux et graviers très abondants.

b) Caractères analytiques (tableau 9).

Le sol BR 4 présente le profil type des *podzols humo-ferrugineux* : Sous l'horizon de surface très riche en matière organique (25 %) constitué par un mor de rapport C/N égal à 32, se situe un horizon

TABEAU 9
Données analytiques du profil BR 4

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
A ₁₁	3,87	17,06	27,79	44,13	6,55	25	13,20	0,330	32	4,1	2,9
A ₁₂	4,23	13,21	26,96	46,61	8,99	6	3,22	0,140	22	4,3	2,9
A ₂	3,70	16,43	29,34	43,50	7,03		0,42	0,025		4,5	3,3
	5,95	18,66	28,52	41,13	7,74		0,55	0,047		4,5	3,3
B _h	10,86	13,93	24,73	41,83	9,25	3	1,70	0,131	21	4,4	3,5
B _{fe}	-	-	-	-	-	2,5	1,35	0,076	17	-	-
	7,64	11,98	24,75	48,06	7,57		0,65	0,025		4,7	4,0
C	5,36	12,65	24,52	50,18	6,69					4,8	4,2

	CATIONS ÉCHANGÉABLES (még./100 g)				COMPLEXE ABSORBANT			SESQUIOXYDES LIBRES	
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V	Fe ₂ O ₃ %	Al ₂ O ₃ %
A ₁₁	2,40	2,30	0,37	0,20	5,27	36,0	14,6	0,08	0,10
A ₁₂	0,77	0,68	0,11	0,07	1,63	10,5	15,5	0,06	0,06
A ₂	0,50	0,20	0,04	0,03	0,77	2,8	27,5	0,08	0,03
	0,53	0,21	0,05	0,04	0,83	4,1	20,2	0,14	0,06
B _h	0,26	0,23	0,07	0,05	0,60	11,5	5,2	0,17	0,31
B _{fe}	-	-	-	-	-	-	-	6,53	2,12
	0,20	0,09	0,04	0,03	0,36	6,5	5,5	1,72	0,78
C	0,32	0,08	0,05	0,03	0,48	3,99	12,0	0,64	0,34

A₂ blanchi par places, puis un B_h et enfin un B_{re} concrétionné à sa partie supérieure et riche en sesquioxydes libres (6,53 % en Fe₂O₃ et 2,12 % en Al₂O₃ libres). L'analyse granulométrique de la terre fine montre le caractère général sablo-limoneux des différents horizons avec une nette prépondérance des sables fins (entre 41 % et 50 %). La forte acidité (pH KCl compris entre 2,9 et 4,2), l'importance des sesquioxydes libres et le faible taux de saturation confirme le caractère podzolique de ce profil.

En résumé, les profils (BR 1 et BR 4) illustrent les deux termes extrêmes de la séquence des sols développés sur la pente de la Montagne St Michel. Entre ces deux extrêmes se situent des sols (BR 2 et BR 3) à tendance podzolique montrant une influence plus ou moins marquée de l'hydromorphie (fig. 10). Les données analytiques de ces sols sont consignées en annexe.

CONCLUSIONS

L'étude des sols de lande de la région des Monts d'Arrée a permis de mettre en évidence à côté des

rankers de sommet, différents sols de la séquence podzolique :

- les sols cryptopodzoliques humifères (BR 1)
- les sols cryptopodzoliques bruns (CR 1)
- les sols ocre-podzoliques (TR 2)
- les podzols humo-ferrugineux (BR 4).

De plus, l'empreinte de l'hydromorphie peut se marquer indifféremment sur ces types de sols. Les sols définis dans cette séquence apparaissent plus évolués que ceux étudiés dans des régions littorales (Cap Fréhel) ou continentales (Paimpont). En dépit du caractère commun acidifiant de la végétation, l'évolution podzolique marquée des sols de la Montagne d'Arrée s'explique par des facteurs multiples spécifiques des différentes stations comme le rappelle le tableau 10.

Au Mont Cragou l'action conjuguée de la pluviométrie élevée, du relief accusé et de la texture limono-sableuse des sols établis sur schiste et quartzite ne permet qu'un lessivage modéré qui aboutit au développement de sols cryptopodzoliques bruns.

A Trédudon - Le Moine, en plus des facteurs précédemment évoqués, s'ajoute l'influence de la

TABLEAU 10
Relation entre les différents facteurs de la pédogenèse et la nature des sols de lande

Stations	Pluviométrie	Topographie (pente)	Nature de la roche mère	Texture moyenne des horizons profonds	Sols les plus représentés
Fréhel (lande littorale)	faible	faible	grès feldspathique grossier	sableuse	Rankers
Paimpont	faible	moyenne à forte	"schistes rouges"	limono-sableuse	Sols bruns acides
Cragou	élevée	forte	schistes et quartzites	limono-sableuse	Sols cryptopodzoliques bruns
Trédudon	élevée	forte et localement très forte	schistes et quartzites	limono-sableuse	Sols cryptopodzoliques bruns et ocres podzoliques
Brasparts	très élevée	forte	grès fin	sablo-limoneuse	Sols cryptopodzoliques humifères et Podzols

penne, localement très forte (40 %) qui explique le caractère plus évolué de certains sols du type ocre-podzolique.

A Brasparts, le relief plus accusé que celui de la Montagne d'Arrée lié à une très forte pluviométrie, facilite un lessivage vertical et oblique important, accentué par la texture plus grossière des sols établis sur le grès armoricain. Ces facteurs permettent de dépasser le stade de l'évolution cryptopodzolique pour atteindre celui du podzol typique bien développé. La différenciation morphologique prolonge dans cette station l'évolution chimique observée dans la majeure partie des sols de la région des Monts-d'Arrée.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBERT (G.), 1946. — Observations sur les sols de l'Anjou. *C.R. Ac. Sc.*, **221**, 755-757.
- AUBERT (G.), 1956. — Guide de l'excursion Anjou-Bretagne.
- AUBERT (G.), 1967. — Cours de Pédologie. Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie. Grignon.
- BARROIS (Ch.), 1885-1886. — Sur le massif granitique du Huelgoat. *B.S.G.F.* (3), XIV, 865-887.
- CLÉMENT (B.), 1978. — Contribution à l'étude phytoécologique des Monts d'Arrée. Organisation et cartographie des biocénoses. Evolution et productivité des landes. Thèse de 3^e cycle. Rennes, 238 p.
- CLÉMENT (B.), GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1974. — Aperçu sur les principaux groupements végétaux des landes des Monts d'Arrée. *Bull. Soc. Sc. Bret.*, **49**, 53-62.
- CLÉMENT (B.), GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1974. — Etude orientée de la végétation des landes des Monts d'Arrée le long de quelques transects. Documents G.E.L.A., Rennes, 33 p.
- CONQUÉRÉ (F.), 1966. — Contribution à l'étude géologique de la bordure septentrionale du bassin de Chateaulin, région du Huelgoat. Thèse de 3^e cycle, Paris.
- DEUNFF (J.), RENAUD (A.) et PHILIPPOT (A.), 1951. — Remarques sur la succession stratigraphique du Dévonien dans la région de Morlaix. *C.R. Somm. S.G.F.*, p. 23.
- DUCHAUFOUR (P.), 1948. — Recherches écologiques sur la Chênaie atlantique française. Thèse, *Ann. E.N.E.F.*, **XII**, 1, 335 p.
- DUPUIS (J.), 1952. — Contribution à l'étude des sols du Gâtinais. Thèse, Imp. Alençonnaise, Alençon, 1952, 256 p.
- GINSBURG (L.) et LUCAS (G.), 1949. — Présence de quartzites élastiques dans les grès armoricains de Berrien. *C.R. Ac. Sc.*, **228**, 1657.
- HÉNIN (S.) et AUBERT (G.), 1945. — Relations entre le drainage, la température et l'évolution des sols. *C.R. Ac. Sc.*, **220**, 330.
- LUCAS (G.), COLLOMB (P.) et BEAUDOU (A.), 1957. — Contribution à l'étude pétrographique de la montagne d'Arrée. *B.S.G.F.*, (7), IX, 170-176.
- LUCAS (G.), LANG (J.) et LE VOT (B.), 1966. — Contribution à l'étude de la montagne d'Arrée (Finistère). *B.S.G.F.*, (6), IX, 177-183.

ANNEXE 1

Données analytiques des profils CR 2, CR 3, CR 4, CR 5, CR 6 et CR 9

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sq	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
CR 2 - 1	19,53	35,83	27,50	11,34	5,80	20,8	10,39	0,680	15,2	3,8	3,0
CR 2 - 2	18,94	29,08	26,29	10,72	14,97	9,3	4,64	0,330	13,0	4,1	3,5
CR 2 - 3	20,41	29,52	25,02	8,66	16,39	8,3	4,12	0,270	15,3	4,4	3,8
CR 2 - 4	18,29	30,25	27,15	10,34	13,97					4,4	3,7
CR 2 - 5	4,69	19,20	45,71	16,35	14,05					4,8	4,3
CR 2 - 6	2,99	21,56	40,55	13,09	21,81					4,8	4,5

	CATIONS ÉCHANGÉABLES (meq/100 g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V
CR 2 - 1	0,81	0,77	0,38	0,16	2,12	32,81	6,46
CR 2 - 2	0,31	0,23	0,16	0,10	0,80	21,50	3,72
CR 2 - 3	0,18	0,16	0,18	0,10	0,62	21,20	2,92
CR 2 - 4	0,23	0,12	0,09	0,07	0,51	13,80	3,70
CR 2 - 5	0,08	0,10	0,13	0,09	0,40	21,30	1,87
CR 2 - 6	0,12	0,05	0,08	0,05	0,30	9,80	3,06

Données analytiques du profil CR 2

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sq	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
CR 3 - 1	22,09	31,17	29,57	15,12	2,05	21,8	10,91	0,770	14,1	4,3	3,3
CR 3 - 2	19,70	31,90	31,88	13,37	3,15	11,1	5,54	0,420	13,2	4,5	3,8
CR 3 - 3	16,00	28,41	34,06	16,25	5,28	2,6	1,31	0,100	13,1	4,7	4,0
CR 3 - 4	6,36	24,05	38,42	22,98	8,19					4,8	4,3
CR 3 - 5	1,04	11,99	31,95	43,53	12,49					5,0	4,6

	CATIONS ÉCHANGÉABLES (meq/100 g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V
CR 3 - 1	1,23	0,94	0,33	0,14	2,64	28,91	9,13
CR 3 - 2	0,40	0,31	0,19	0,09	0,99	20,20	4,90
CR 3 - 3	0,09	0,20	0,10	0,06	0,45	9,20	4,89
CR 3 - 4	0,28	0,11	0,11	0,08	0,58	8,00	7,25
CR 3 - 5	0,34	0,09	0,08	0,06	0,57	4,20	13,57

Données analytiques du profil CR 3

CR 4

	FRACTIONS GRANULOMETRIQUES					MATIERES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
CR 4 - 1	18,94	31,36	36,83	9,72	3,15	13,9	6,95	0,550	12,6	4,4	3,6
CR 4 - 2	11,83	28,85	42,25	12,26	4,81	1,7	0,85	0,060	13,5	4,8	4,2
CR 4 - 3	17,61	27,35	38,71	11,30	5,03					4,8	4,1
CR 4 - 4	13,42	26,28	37,15	14,00	9,15					4,6	4,1
CR 4 - 5	9,95	30,20	41,63	12,39	5,83					4,7	4,3

	CATIONS ECHANGEABLES (meq/100 g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V
CR 4 - 1	0,59	0,29	0,32	0,10	1,30	21,70	5,99
CR 4 - 2	0,11	0,10	0,14	0,07	0,42	8,50	4,94
CR 4 - 3	0,10	0,10	0,15	0,07	0,42	7,50	5,60
CR 4 - 4	0,10	0,06	0,17	0,07	0,40	6,20	6,45
CR 4 - 5	0,15	0,08	0,20	0,07	0,50	4,30	11,63

Données analytiques du profil CR 4

	FRACTIONS GRANULOMETRIQUES					MATIERES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
CR 5 - 1	16,93	29,06	39,42	10,17	3,42	8,2	4,10	0,330	12,3	4,6	3,9
CR 5 - 2	6,46	27,84	43,77	15,02	6,91	3,0	1,54	0,110	14,2	4,7	4,3
CR 5 - 3	8,66	24,77	47,79	11,01	7,77	1,2	0,62	0,060	10,1	4,5	4,3
CR 5 - 4	12,26	24,67	46,61	10,93	5,53	-	-	-	-	4,6	4,2

	CATIONS ECHANGEABLES (meq/100 g)				COMPLEXE ABSORBANT			SESIOXYDES LIBRES	
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V	Fe ₂ O ₃ %	Al ₂ O ₃ %
CR 5 - 1	0,16	0,20	0,21	0,10	0,67	18,00	3,72	1,30	1,26
CR 5 - 2	0,15	0,11	0,15	0,09	0,50	10,80	4,62	1,55	1,92
CR 5 - 3	0,11	0,10	0,11	0,07	0,39	7,30	5,34	1,50	1,40
CR 5 - 4	0,10	0,09	0,12	0,07	0,38	6,00	6,33	1,35	0,55

Données analytiques du profil CR 5

	FRACTIONS GRANULOMETRIQUES					MATIERES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
CR 6 - 1	28,93	44,52	19,64	5,78	1,13	39,50	19,7	1,120	17,5	5,5	3,8
CR 6 - 2	12,60	30,70	40,55	13,28	2,87					5,2	3,9
CR 6 - 3	20,21	26,97	40,17	10,37	2,28					5,5	3,8
CR 6 - 4	12,24	25,70	43,15	14,74	4,17					5,5	3,8

	CATIONS ECHANGEABLES (meq/100 g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V
CR 6 - 1	0,28	1,28	0,44	0,27	2,27	58,20	3,90
CR 6 - 2	0,45	0,36	0,09	0,08	0,98	5,10	19,21
CR 6 - 3	0,38	0,77	0,13	0,10	1,38	7,00	19,71
CR 6 - 4	0,99	0,58	0,12	0,09	1,78	5,21	34,16

Données analytiques du profil CR 6

	FRACTIONS GRANULOMETRIQUES					MATIERES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
CR 9 - 1	17,88	48,22	18,67	12,58	2,65	47,4	23,70	1,056	22,4	5,3	4,3
CR 9 - 2	11,40	48,23	15,75	19,93	4,69	76,2	38,11	1,009	37,7	5,5	4,3
CR 9 - 3	13,84	39,07	34,13	11,01	1,95					5,2	4,3

	CATIONS ECHANGEABLES (meq/100 g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V
CR 9 - 1	2,20	3,50	0,42	0,30	6,42	42,60	15,00
CR 9 - 2	1,90	2,40	0,11	0,18	4,59	46,00	9,98
CR 9 - 3	1,38	1,08	0,08	0,12	2,66	25,00	10,64

Données analytiques du profil CR 9

ANNEXE 2

Données analytiques des profils TR 1 et TR 3

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
TR 1 - 1	-	-	-	-	-	48	24,2	1,200	20,2	4,33	3,27
TR 1 - 2	20,42	40,27	26,07	0,73	4,51	14,34	7,7	0,500	15,4	4,80	4,02
TR 1 - 3	19,81	40,47	25,23	8,04	6,45	3,16	1,6	0,130	12,3	4,80	4,23
TR 1 - 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,97	4,36
TR 1 - 5	11,00	35,15	31,34	10,14	12,37	-	-	-	-	5,15	4,54

	CATIONS ÉCHANGÉABLES (meq/100 g)				COMPLEXE ABSORBANT		
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V
TR 1 - 1	0,14	0,72	0,31	0,32	1,49	58,97	2,5
TR 1 - 2	0,01	0,09	0,11	0,15	0,36	24,10	1,5
TR 1 - 3	0,04	0,03	0,04	0,08	0,19	9,49	2,0
TR 1 - 4	0,03	0,03	0,04	0,10	0,20	9,74	2,1
TR 1 - 5	0,13	0,02	0,05	0,12	0,32	9,68	3,3

Données analytiques du profil TR 1

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	H ₂ O	KCl
TR 3 - 1	19,81	40,47	25,23	8,04	6,45	3,16	20,2	1,030	19,6	4,33	3,27
TR 3 - 2	15,56	35,40	36,03	6,47	6,54	16,98	4,8	0,300	16,0	4,80	4,02
TR 3 - 3	10,29	38,00	35,99	6,05	9,67	6,77	4,6	0,260	17,7	4,80	4,23
TR 3 - 4	5,19	35,89	43,04	6,56	9,32	5,66	-	-	-	4,97	4,36
TR 3 - 5	4,68	31,59	43,85	8,40	11,48	4,08	-	-	-	5,15	4,54

	CATIONS ÉCHANGÉABLES (meq/100 g)				COMPLEXE ABSORBANT			SÉQUOXYDES LIÉS	
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V	Fe ₂ O ₃ %	Al ₂ O ₃ %
TR 3 - 1	0,69	0,84	0,23	0,28	2,04	43,85	4,7	-	-
TR 3 - 2	0,01	0,06	0,07	0,11	0,25	22,31	1,1	1,80	1,52
TR 3 - 3	0,01	0,07	0,07	0,10	0,25	22,18	1,1	3,54	2,58
TR 3 - 4	0,04	0,03	0,05	0,12	0,24	13,59	1,8	2,46	2,17
TR 3 - 5	0,02	0,02	0,04	0,09	0,17	9,74	1,7	1,71	1,27

Données analytiques du profil TR 3

ANNEXE 3

Données analytiques des profils BR 2 et BR 3

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	p ₂₀	KCl
BR 2 - 1	5,12	33,76	14,87	16,66	29,39	26,2	13,1	0,53	24,5	4,2	3,1
BR 2 - 2	8,58	33,34	17,35	21,57	16,16	2,5	1,26	-	-	4,4	3,2
BR 2 - 3	8,86	31,95	20,71	23,76	14,72	1,5	0,71	-	-	4,6	3,6
BR 2 - 4	15,67	31,92	20,97	18,67	11,77	4,5	2,4	-	-	4,5	3,5
BR 2 - 5	8,18	29,18	26,20	23,64	12,72					4,5	3,6
BR 2 - 6	4,52	21,27	27,66	29,68	16,87					4,8	4,1

	CATIONS ÉCHANGÉABLES (méq/100 g)				COMPLEXE ABSORBANT			SESQUIOXYDES LIBRES	
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V	Fe ₂ O ₃ %	Al ₂ O ₃ %
BR 2 - 1	2,01	3,10	0,43	0,17	5,71	31,0	18,4	0,28	0,18
BR 2 - 2	0,76	0,57	0,08	0,04	1,45	6,6	22,0	1,13	0,12
BR 2 - 3	0,37	0,25	0,07	0,04	0,73	7,5	9,7	1,55	0,28
BR 2 - 4	0,35	0,32	0,12	0,06	0,85	17,0	1,0	2,20	0,80
BR 2 - 5	0,54	0,24	0,06	0,04	0,88	4,8	18,3	1,11	0,51
BR 2 - 6	0,56	0,23	0,05	0,04	0,88	4,3	20,7	0,73	0,41

Données analytiques du profil BR 2

	FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES					MATIÈRES ORGANIQUES				pH	
	A	Lf	Lg	Sf	Sg	Mo %	C %	N %	C/N	p ₂₀	KCl
BR 3 - 1	15,96	41,53	12,79	14,38	15,34	53,3	26,65	1,050	25,5	4,1	3,0
BR 3 - 2	6,78	35,46	14,57	18,10	25,09	3,9	1,93	0,160	11,0	4,4	3,3
BR 3 - 3	6,71	34,59	19,99	21,02	17,69					4,6	3,4
BR 3 - 4	11,03	35,83	16,05	21,35	15,74					4,8	4,0

	CATIONS ÉCHANGÉABLES (méq/100 g)				COMPLEXE ABSORBANT			SESQUIOXYDES LIBRES	
	Ca	Mg	K	Na	S	T	V	Fe ₂ O ₃ %	Al ₂ O ₃ %
BR 3 - 1	1,78	3,40	0,39	0,22	5,8	52,0	11,1	0,23	0,42
BR 3 - 2	0,63	0,52	0,10	0,05	1,3	7,0	18,6	0,48	0,07
BR 3 - 3	0,57	0,26	0,07	0,03	0,95	4,6	20,7	0,18	0,11
BR 3 - 4	0,33	0,12	0,06	0,03	0,55	2,7	19,8	0,77	0,07

Données analytiques du profil BR 3

SOME RELATIONSHIPS BETWEEN SOIL, CLIMATE, STANDING CROP AND ORGANIC MATTER ACCUMULATION WITHIN A RANGE OF *CALLUNA* HEATHLANDS IN BRITAIN

by S.B. CHAPMAN and R.T. CLARKE

Institute of Terrestrial Ecology, Furzebrook Research Station,
Wareham, Dorset, England

SUMMARY

1. The background literature concerning production studies on British heathlands are outlined and used to show that present knowledge tends to be detailed, but about only a few sites.
2. The present paper examines available and comparable data that relate to standing crop, litter accumulation, soil nutrients and climate from a range of British heathlands.
3. The use of principal component analysis justifies the division of British *Calluna vulgaris* dominated heathlands into two major groups.
 - a) Southern lowland heaths — characterised by higher temperature, lower rainfall and lower soil nutrient conditions.
 - b) Upland heaths — characterised by lower temperatures, higher rainfall and generally higher nutrient status soils.
4. Regression analysis provides predictive equations for the weight of above ground standing crop and allows predicted curves of standing crop in relation to age from three sites to be compared with each other and with observed field data.
5. Observed levels of litter accumulation are compared by means of simple models.
6. The results of comparisons between different heathland sites, demonstrate problems and suggest parameters that should be considered in any future comparative study of *Calluna* heathland.

1. — INTRODUCTION

Present knowledge concerning primary production by British heathlands has developed from separate studies by individuals and organisations in different parts of the British Isles. The early work and influence of people such as W.H. PEARSELL and A.S. WATT (1955) had obvious effects upon the later study of production processes on British heathlands and moorlands. The close links between heath and peatland communities and the studies on the chemistry of mire systems by workers such as SJÖRS (1950), MATTSON & KOULTER-ANDERSON (1954), MATTSON *et al* (1944), and work on the chemistry of rainfall by GOREHAM (1958) and others provided a background for the studies of heathland production, nutrient budgets and the effects of burning that were developing in the early 1950's. The Unit of Grouse and Moorland Ecology was formed in 1956 and originally based upon Aberdeen University with its background of Scottish moorland ecology. This research unit was later incorporated into the Nature Conservancy for Scotland's Range Ecology Unit and produced results that include the heathland production studies by MILLER (1979), MILLER and WATSON (1978). Other work at the University of Aber-

deed resulted in papers by SUMMERS (1978), BARCLAY-ESTRUP (1970) and many others dealing with related topics. Additional work upon heather production in Scotland was initiated with the foundation of the Hill Farm Research Organisation in 1954 (GRANT, 1971, GRANT & HUNTER, 1966) and by the Macaulay Institute for Soil Science (ROBERTSON & DAVIES, 1965). The Nature Conservancy acquired the Moorhouse National Nature Reserve in 1952 which has since been the site for many moorland ecological studies and was selected as a main IBP study site in 1964 leading to papers such as those by FORREST (1971), FORREST & SMITH (1975), CRISP (1966), CLYMO (1978), CLYMO & REDDAWAY (1972), GRACE & WOOLHOUSE (1974), GRACE & MARKS (1978) and others. The IBP studies at Moorhouse and other British heathland sites have been described in a series of papers delivered at a Symposium organised by the British Ecological Society in 1973 (HEAL & PERKINS, 1978). The establishment of a research station at Furzebrook in the south of England by the Nature Conservancy in 1954 led to subsequent research into plant and animal populations on the Dorset heathlands that include the production studies by CHAPMAN *et al* (1975 a, b).

This pattern of development of ecological work upon heathlands in Britain has led to a fairly detailed picture being available from a number of individual sites. The work at these different sites had rather different basic objectives that included the effects of sheep grazing, studies of grouse populations, conservation or basic ecological research with the result that comparisons between the various studies are often difficult to make, and that we still have a number of serious gaps in our basic information upon levels of production by *Calluna vulgaris*. Not the least of these being information upon root production. A recent paper (CHAPMAN, 1979) has made preliminary estimates of root production and therefore total net production from lowland heathland in Dorset.

It is against this background of detailed knowledge from a few individual sites and areas that the

present paper examines data regarding standing crop, litter, soil nutrients and climate from a wider range of British *Calluna* heathland sites.

The problems in making comparisons of standing crop and production from different sites of different ages have been described by GIMINGHAM, CHAPMAN and WEBB (1979). In that paper the available data relating standing crop to the age of the heathland were presented (Fig. 14.20), and the point was made that apparently similar growth curves from very different areas such as Kerloch (MILLER, 1979) and Dorset (CHAPMAN *et al*, 1975 a) may be the



FIG. 1. — Location of sites, for key to site numbers see table 1.

result of an interaction between soil and climate. This present paper looks at the available data in greater detail and examines the standing crop and litter accumulation against a background of soil nutrition and climate.

2. — SITES

The data from sites that are used in this paper are from published work by ROBERTSON & DAVIES (1965), MILLER (1979), CHAPMAN (1967), GIMINGHAM, CHAPMAN and WEBB (1979), and additional information provided by these authors. The selection of sites has been governed by the availability of com-

parable data. Thus many sites from Wales and central England are not represented and this fact must be taken into account when interpreting the results. The location of the sampling sites are shown in Fig 1 and other features summarised in Table 1.

3. — METHODS

The methods of data collection used in this paper have been described in previous publications (ROBERTSON & DAVIES, 1965; MILLER, 1979). The previously unpublished data (Table 1) were collected and analysed according to the methods described by CHAPMAN (1967, 1970) and CHAPMAN *et al* (1975 a, b).

TABLE 1
Location and details of Calluna heathland sites used in analyses.

Site No	Site Name	Nat Grid Ref	Altitude (m)	(1) Rainfall (mm)	(2) Mean Annual Temp (°C)	(3) Mean Apr-Aug Temp (°C)	Vegetation	Source of Data
1	Cavenham Heath, W. Suffolk	52/755720	18	604	9.3	13.3	Almost pure <i>Calluna</i>	
2	Lakenheath Warren, W. Suffolk	52/760810	24	615	9.3	13.3	Almost pure <i>Calluna</i>	
3, 4	Westleton Heath, E. Suffolk	62/456698	15	584	9.6	13.2	Almost pure <i>Calluna</i>	
5	Woodbury Common, Devon	30/030871	168	864	9.6	12.7	<i>Calluna</i> dominant with <i>Erica cinerea</i> & <i>Ulex galii</i>	
6, 7	Stoke Pero Common, Exmoor, Somerset	21/870417	488	1 803	7.5	10.5	<i>Calluna</i> dominant with <i>Vaccinium myrtillus</i>	
8	Chalcombe Down, Dartmoor, Devon	20/692807	427	2 032	8.0	11.0	<i>Calluna</i> dominant with <i>Erica cinerea</i> <i>Molinia</i> and <i>Agrostis setacea</i>	Chapman (Unpubl) Gunningham <i>et al</i> (1979)
9	Yes Tor, Dartmoor, Devon	20/584901	549	1 778	7.3	10.3	<i>Calluna</i> dominant with <i>Vaccinium myrtillus</i>	
10	Blackdown Dartmoor, Devon	20/584923	396	1 524	8.2	11.2	<i>Calluna</i> dominant with <i>Ulex</i>	
11	Penhallow Moor, Cornwall	10/831549	91	1 016	10.4	12.9	<i>Calluna</i> dominant with <i>Ulex galii</i>	
12	Chapel Porth, Cornwall	10/697494	61	940	10.7	13.1	<i>Calluna</i> dominant with <i>Ulex galii</i> & <i>Erica cinerea</i>	
13	Ashley Walk, New Forest, Hants	41/203154	107	889	9.7	13.0	<i>Calluna</i> dominant with <i>E. tetralix</i> & <i>Molinia</i>	
14	Beauvoir Road, New Forest, Hants	41/343069	30	838	10.3	13.5	<i>Calluna</i> dominant with <i>Erica cinerea</i> & <i>Molinia</i>	
15	Picket Post, New Forest, Hants	41/196068	95	889	9.8	13.1	<i>Calluna</i> dominant with <i>Erica cinerea</i> & <i>Molinia caerulea</i>	
16, 19	Hartland Moor, Dorset	30/943852	15	864	10.5	13.6	<i>Calluna</i> dominant with <i>Erica cinerea</i> <i>Ulex minor</i> & <i>Agrostis setacea</i>	Chapman (1967) Chapman <i>et al</i> (1975 a)
17, 18	Morden, Decoy Heath, Dorset	30/913917	15	840	10.4	13.6	<i>Calluna</i> dominant with <i>Erica cinerea</i> <i>Ulex minor</i> & <i>Agrostis setacea</i>	
20, 23	Kerlor Moor, Kincardine	37/70 90	140-170	1 040	7.3	10.4	<i>Calluna</i> dominant with <i>Erica tetralix</i> & <i>Erica cinerea</i> & <i>Trichophorum cespitosum</i>	Miller (Pers comm & 1970)
24, 25	Blanchard Moor, Northumberland	35/96 53	305	964	6.8	10.1	Almost pure <i>Calluna</i>	Robertson & Davies (1965)
26, 27	North Curn O' Moan, Kincardine	37/64 82	274	1 168	6.5	9.7	Almost pure <i>Calluna</i>	
28, 29	Poiworth Moss, Warwick	36/71 51	213	813	7.1	10.5	Almost pure <i>Calluna</i>	
30, 31	Lutonchels Midlothian	36/13 61	305	1 016	6.5	10.0	Almost pure <i>Calluna</i>	

(1) Derived from Average Annual Rainfall Map (1916-1950) published Ordnance Survey 1967 Scale 1/625000

(2) Derived from maps published in Climatological Atlas of the British Isles (1952) HMSO, London.

In all cases the above ground standing crop was sampled from a series of 50×50 cm quadrats and soil samples were taken such that they were representative of the root zone (15-20 cms). No estimates of litter accumulation were available from the Kerloch sites.

Estimates of mean annual rainfall for each site were obtained from the 1/625 000 map of average yearly rainfall for the period 1916-1950 published by the Ordnance Survey (1967). Estimates of temperature were derived from the Climatological Atlas of the British Isles (1952) and corrected for altitude assuming a lapse rate of 0.61°C per 100 metres. Whilst actual temperature and rainfall data were available for some sites this was not used, it being more satisfactory to use data from a single source for all the sites. Estimates were made of both mean annual and mean April to August temperatures, the latter approximating to the growing period of *Calluna* in Britain.

The data file upon which the subsequent statistical analyses were made contained the following variables:

- | | |
|--|---|
| 1, Age of vegetation in years since being burnt. | |
| 2, Extractable Calcium | |
| 3, Extractable Magnesium | |
| 4, Extractable Potassium | } within the root zone
kg ha ⁻¹ |
| 5, Extractable Phosphorus | |
| 6, Total Nitrogen | |
| 7, Altitude in metres | |
| 8, Mean annual rainfall in mm. | |
| 9, Mean April - August temperature in $^\circ\text{C}$. | |
| 10, Mean annual temperature in $^\circ\text{C}$. | |
| 11, Above ground standing crop. | |
| 12, Litter accumulation. | |
| 13, Calcium | } content of the litter layer
mg % DW |
| 14, Magnesium | |
| 15, Potassium | |
| 16, Phosphorus | |
| 17, Nitrogen | |
| 18, Estimated value of litter decay constant "k". | |

4. — RESULTS AND DISCUSSION

a) PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS.

It has been suggested (GIMMINGHAM, CHAPMAN and WEBB, 1979; MILLER, 1979) that apparent similarities and differences between the standing crop growth curves from different heathland areas may be due to an interaction of soil and climatic factors. A principal component analysis based upon mean April-August temperature, mean annual rainfall and a set of five extractable nutrient analyses from the root zone of the soil profile is presented in figs 2 and 3. The locations of the individual heath sites are plotted in relation to the first three principal components which account for 85.15 % of the total variation. Projections of the original variables are also shown upon the diagrams. The relative angles between these projections are measures of the correlation between the individual variables. Thus it can be seen that there is a degree of positive correlation between rainfall and the soil nutrient variables, but that temperature tends to be negatively correlated with the other variables. The clustering of the sites upon the plot of components I and II shows a separation into three groups.

1. Southern lowland heaths — characterised by higher temperature, lower rainfall and lower soil nutrient conditions.
2. Upland heaths — characterised by lower temperatures, higher rainfall and generally higher nutrient status soils.
3. Residual heath sites — generally characterised by higher nutrient soil conditions, especially calcium and magnesium.

It is of interest that the separation of these groups based upon components I and II (fig. 2) does not distinguish between northern and southern upland sites. However the plot of components I and III (fig.

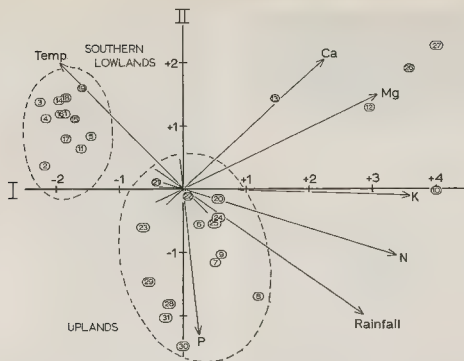


FIG. 2. — The location of individual sites plotted in relation to components I and II of a principal components analysis. The arrows represent projections of the original variables onto these two axes. For key to site numbers see table 1.

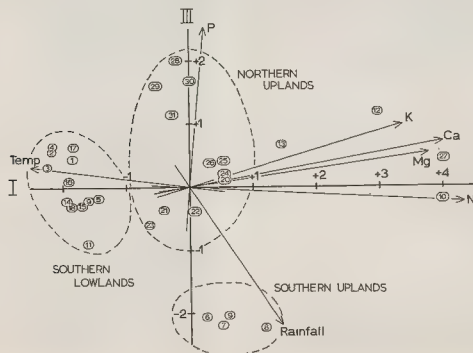


FIG. 3. — The location of individual sites plotted in relation to components I and III of a principal component analysis. Explanation as for Figure 2

3) shows a separation between the southern (Exmoor and Dartmoor) sites and the remaining northern sites in Scotland. The principal component analysis, which does not include altitude as one of the original variables, produces a separation of the sites and lends support to the division of British heathland sites into two main groups differing in terms of soil and climate.

b) REGRESSION ANALYSIS.

It is possible to examine the standing crop, soil and climate data and try to relate the performance of the vegetation at different sites to particular variables. A number of simple regression models have been considered when attempting to relate the weight of the above ground standing crop to its age, level of soil nutrients and climate at different heathland sites.

The simplest model that can be considered is a linear regression of the type :

$$S = a_0 + cx + a_1v_1 + a_2v_2 + \dots + a_nv_n \quad (1)$$

where S = standing crop

x = age in years

v_i = soil or climatic variable

a_i = regression coefficient of v_i

c = regression coefficient of age.

This simple model assumes that each of the variables has a single additive effect. This results in the unrealistic assumption that one particular soil nutrient has the same effect upon the standing crop whether the vegetation is one or twenty years old, and whatever the value of the other soil or climatic variables.

A second and possibly more realistic model is represented by :

$$S/x = a_0 + a_1v_1 + \dots + a_nv_n \quad (2a)$$

(2)

This model assumes that the annual rate of increase in the standing crop (S/x) is independent of age but varies as a linear function of the soil and clima-

tic variables. Equation 2 can be written in the equivalent form:

$$S = x(a_0 + a_1v_1 + \dots + a_nv_n) \quad (2a)$$

which states that the standing crop (S) is a linear function of age modified by a multiplicative effect of a linear combination of other variables. As the sites in this study have been restricted to those less than about 20 years of age the assumption of linearity with age may not be too unrealistic despite the fact that non-linear regressions such as Gompertz or logistic curves may give better fit over a wider range of ages (CHAPMAN *et al.*, 1975 a; MILLER, 1979).

A variant of this multiplicative model that does not assume linearity is given by :

$$S = x^c (a_0 \cdot v_1^{a_1} \cdot v_2^{a_2} \cdot \dots \cdot v_n^{a_n}) \quad (3)$$

which can also be written in the alternate form :

$$\log S = \log a_0 + c \log x + a_1 \log v_1 + a_2 \log v_2 + \dots + a_n \log v_n \quad (3a)$$

This model assumes that standing crop is a function of age (linear if $c = 1$) that is modified by a multiplicative effect of site variables each having an effect upon S that is dependent upon the value of the regression coefficient (a_i) (linear if $a_i = 1$, decreasing if $a_i < 1$ and increasing if $a_i > 1$). This model will also more adequately satisfy the assumptions of homogeneity of variance in the multiple regression.

When all the variables considered are used in calculating a regression of this form (eqn. 3a) it can be seen (table 2) that as expected, age is by far the most significant variable in a regression equation that accounts for some 82 % of the total variation.

A regression equation based upon age, mean April–August temperature, mean annual rainfall, soil potassium and soil magnesium which produced the minimum error mean square value (table 3) has been used to examine the age series that are available from Dartmoor, Kerloch and Dorset. This regression is highly significant (prob < 0.1 %) accounting for 81 % of the variation in logarithm of the standing crop. When the mean values of the

TABLE 2

Regression analysis of heathland site data including all the variables considered.

Dependent variable Log standing crop
R squared = .824 R = .907

Variable	Regression coefficient	S. dev. of regression coefficient	Student's T with 21 D.F.
log Calcium	.1024	1567	.65
log Magnesium	-.3355	2005	1.67
log Potassium	.3738	2271	1.64
log Phosphorus	.0982	1.081	.90
log Nitrogen	-.1836	2266	.81
log Altitude	-.0072	1719	.04
log Rainfall	.8538	.4822	1.77
log Temperature*	1.1040	1.1807	.93
log Age	.7741	1.127	6.86

Constant term (Intercept) = -2.6162

	D.F.	Sum of squares	Mean square	F
Regression	9	13.1827	1.4647	10.94
Error	21	2.8097	.1337	
Total	30	15.9924		

* Mean April-August temperature

TABLE 3

Regression analysis of heathland site data including the variables that produced the minimum value error mean square.

Dependent variable Log standing crop
R squared = .814 R = .902

Variable	Regression coefficient	S. dev. of regression coefficient	Student's T with 25 D.F.
log Magnesium	-.2207	.1154	1.91
log Potassium	.2995	.1322	2.26
log Rainfall	.6083	.2800	2.17
log Temperature*	1.2804	.8041	1.59
log Age	.7479	1.001	7.46

Constant term (Intercept) = -2.3271

	D.F.	Sum of squares	Mean square	F
Regression	5	13.0202	2.6040	21.90
Error	25	2.9722	.1188	
Total	30	15.9924		

* Mean April-August temperature.

particular site variables are included in this minimum error mean square regression (table 3) and the plots of age sequences examined (figs 4-6) it can be seen that for Dartmoor and Dorset the predicted curves appear to give an adequate fit to the field observations. In the case of Kerloch how-

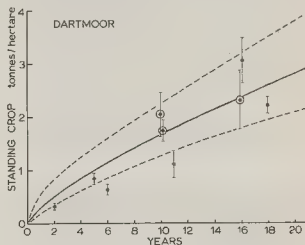


FIG. 4. — The weight of above ground standing crop of Dartmoor heathland in relation to the age of the vegetation since being burnt. The individual points denote field determinations (with 95 % confidence limits). The solid line indicates the standing crop predicted by the minimum error mean square regression (dotted lines denote 95 % confidence limits of the regression line). Determinations surrounded by circles indicate points used in regression analysis.

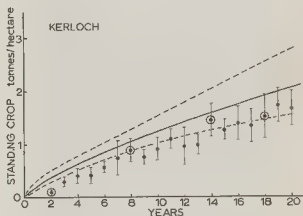


FIG. 5. — The weight of above ground standing crop from Kerloch Moor in relation to the age of the vegetation since burning. For explanation see figure 4.

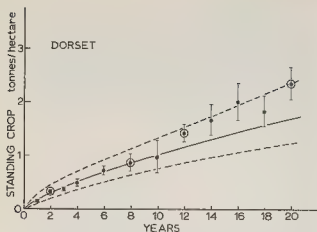


FIG. 6. — The weight of above ground standing crop from Dorset heathlands in relation to the age of the vegetation since burning. For explanation see figure 4.

ever, the regression equation appears to over-estimate the standing crop, although the 95 % confidence limits of the regression line and field determinations overlap. It was felt that the effects of grazing, which were ignored in the regression analysis, might have had some effect upon the standing crop, but examination of the residual errors showed no relationship with grazed or ungrazed sites. The predicted growth curve for Dartmoor supports the casual observation that this is where some of the most rapidly growing stands of *Calluna* occur in Britain, these high rates being the result of relatively high growing season temperatures combined with relatively high soil nutrient values. It seems therefore that a simple regression model can describe an age series of *Calluna* up to an age of about 20 years but clearly if predictions of steady state or degenerate phase standing crops are to be made then some asymptotic model must be developed. Before such an exercise can be attempted it would be wise to test the existing simple model upon further independent site data and to obtain considerably more data from a wider range of sites and ages.

The regression model used (table 3) suggests positive relationships between the weight of the above ground standing crop and age, temperature rainfall and extractable soil potassium. Whilst the

positive relationships are not surprising the positive relationship with rainfall contrasts with a negative relationship found by MILLER (1979) from his work at Kerloch Moor. The result obtained in the present study reflects an overall relationship from a number of sites throughout Britain where soil moisture can be a limiting factor at some sites, whilst that of Miller reflects the relationship from a single site where soil moisture would seem to be only rarely in short supply.

The negative relationship between the weight of the above ground standing crop and extractable soil magnesium probably indicates more a need for a greater number of samples from a wider geographical range of heathland sites throughout Britain than a possible toxic effect of magnesium. Variables included in a predictive equation may not bear simple correlations with the dependent variable, their significance in the equation being the result of joint correlations with a series of other variables. In the present case the correlation between soil magnesium and standing crop is not significant at the 10 % level although it does contribute to the regression equation at a 10 % level of significance. The incorporation of additional sites in the regression

TABLE 4
Regression analysis of southern heathland sites
(sites 1-19 inclusive)

Dependent variable	Log standing crop		
R squared = .852	R = .923		
Variable	Regression coefficient	S. dev. of regression coefficient	Student's T with 15 D. F.
log Age	.7487	.0906	8.25
log Phosphorus	.1898	.0704	2.69
log Rainfall	.4508	.1363	3.30

Constant term (Intercept) = 2.0938

	D.F.	Sum of squares	Mean square	F
Regression	3	4.5688	1.5229	28.86
Error	15	.7914	.05276	
Total	18	5.3603		

analysis may alter the relative importance of particular variables in the predictive equation, for instance the best equation for the southern British sites (site nos. 1-19 inclusive) in the existing data involves only age, extractable soil phosphorus and rainfall, temperature and magnesium no longer being significant (table 4).

The present regression analysis has been based upon above ground standing crop as the dependent variable, however nutrient and climatic factors may be expected to be more directly related to total production. Whilst it is valid to try and produce a predictive model for above ground standing crop it could be dangerous to try and interpret the results too closely in terms of production. Such interpretation must assume a constant proportional effect of grazing, root and litter production.

c) LITTER ACCUMULATION.

The difficulties that arise when trying to compare standing crops of heather at sites of different ages have already been mentioned, but the difficulties are even greater when one tries to compare the amounts of litter accumulation. Litter accumulation is what remains after a period of years during which the two processes of litter production and decomposition have taken place. In older aged stands of heather the situation is further complicated by the invasion of the litter layer by roots (CHAPMAN *et al.*, 1975 b). This development of roots really only becomes significant at ages greater than about 15 to 20 years and can be ignored in the following discussion. When one only has information about litter accumulation and standing crop for a site at one particular age it is necessary to make assumptions before any analysis of the data can be made. As long as the assumptions are based upon some degree of fact and the interpretation of the data is not taken too far such an exercise can produce useful results, and ideas.

It is possible to obtain a relatively simple estimate

of the total litter produced by heathland vegetation over a period of years if it is assumed that:

1. The rate of increase in the standing crop remains constant over the period under consideration. Thus given the standing crop S_n at year n the standing crop at year $i = S_i$, $S_i = S_n (i/n)$ where $i = 1 \dots n$.
2. Litter production can be regarded as a constant proportion (P) of the standing crop (S). i.e. The litter production in year $i = L_i = P S_i$, where $i = 1 \dots n$.

Then after a period of n years

Total Litter production = L .

$$L = \sum_{i=1}^n L_i = \sum_{i=1}^n P \left(\frac{i}{n} \right) S_n = P S_n \frac{(n+1)}{2}$$

3. If a constant proportion (k) of the litter is lost each year litter accumulation (LA) after n years will be given by the equation

$$LA_n = L_1 (1-k)^{n-1} + L_2 (1-k)^{n-2} + \dots + L_{n-1} (1-k) + L_n - \sum_{i=1}^n L_i (1-k)^{n-i}$$

From the limited data available relating litter production to standing crop (GIMMINGHAM, CHAPMAN and WEBB, 1979) it seems that annual litter production is about 15 % of the above ground standing crop. The estimates of annual litter production (L_n) and the actual values of litter accumulation (LA_n) measured in the field can be used to obtain a best estimate of k (table 5) by iteration and this value used to give some indication of relative rates of decomposition in the litter layer. In view of the assumptions made, and the fact that the estimate of $P = 15\%$ needs testing on a greater range of sites, it would be unwise to make anything but the most general of deductions from the data. However examination of the results suggests that of the variables considered rainfall (i.e. moisture conditions) are significantly ($p < 0.05$) correlated with the decay constant (table 6). Mean annual temperature surprisingly does not appear significant. A number of

TABLE 5

The age, above ground standing crop and litter accumulation from heathland sites in Britain with estimated values of total litter production and the annual fractional loss constant (k).

Site	Age (yrs)	Above ground standing crop (g m^{-2})	Litter accumulation (g m^{-2})	Estimated total Litter production (g m^{-2})	k
Cavenham Heath	10	1558	1038	1285	0.07
Lakenheath Warren	10	1942	1286	1602	0.08
Westleton Heath	23	1324	1309	2383	0.10
Woodbury Common	8	1175	255	793	0.64
Stoke Pero Common	7	1273	240	763	0.76
Stoke Pero Common	20	2216	412	3490	0.80
Chalacombe	16	3046	936	3884	0.45
Yes Tor	10	2047	837	1689	0.27
Blackdown	10	1740	282	1436	0.98
Penhallow	24	1804	1593	3383	0.12
Chapel Porth	20	2910	1929	4583	0.17
Ashley Walk	11	1147	289	1032	0.55
Beaulieu Road	15	1261	202	1513	0.93
Picket Post	9	1342	462	1007	0.35
Morden	20	2357	1267	3712	0.23
Morden	8	868	416	586	0.16
Hartland Moor	12	1428	653	1392	0.25
Blanchland	5	1287	537	579	0.06
North Cairn O'Mount	8	1100	438	743	0.25
Poiworth Moss	8	923	420	623	0.18
Listonshiels	8	1337	345	902	0.51

TABLE 6

Partial correlation coefficients (r) between estimated decay rates (k) and site variables.

Age	.265
Altitude	-.308
Rainfall	.532*
Mean Annual temperature	-.400
Litter Ca	.532*
Litter Mg	-.596**
Litter k	.158
Litter P	.156
Litter N	-.502*
	df 11
* prob < 0.05	
** prob < 0.01	

methods of computing a biologically more meaningful mean temperature were tried but had little if any effect upon the result. There appears to be some

relationship with the chemical composition of the litter but the information available relates to the composition of the litter that remains (i.e. after decomposition has been taking place) and it is most likely that it is the chemical composition of the standing dead or fresh litter material that is more important in affecting the initial and most significant rates of decomposition. The composition of fresh litter can be very different even from that collected in litter traps on the soil surface (CHAPMAN *et al.*, 1975 b).

5. — CONCLUSION

Despite the shortcomings of using a set of data not collected for the specific purpose of this paper,

and that do not represent the complete range of variation within the *Calluna* heathlands of Britain, the statistical analyses provide a number of interesting results. Whilst making the regression analyses it became apparent that there were a number of better ways that information might be collected for any comparative investigation of heathlands in the future.

Since similar growth curves are obtained from lowland and upland areas, despite their differences in climate and soil, one must take care in making extrapolations from one type of site to the other. Such extrapolation would seem to be particularly dangerous when considering management techniques like burning or where some other potential loss of plant nutrient is involved. The facility to replenish the nutrient fund from minerals in the soil is generally much less on lowland than upland sites so that nutrient losses may well be more significant within the lowland heathland ecosystem.

ACKNOWLEDGEMENTS.

Grateful acknowledgement is made to Dr G.R. Miller for making available data upon the performance of the vegetation at Kerloch Moor and to Dr R.A. Robertson for making available additional data from sites previously described in the literature. It is also with thanks that one of us (SBC) acknowledges the financial assistance from the British Ecological Society to attend and deliver this paper at the Heathland and Moorland Symposium at Paimpont.

REFERENCES

- BARCLAY-ESTRUP (P.), 1970. — The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. II. Changes in biomass and shoot production during the *Calluna* cycle. *J. Ecol.*, **58**, 243-249.
- CHAPMAN (S.B.), 1967. — Nutrient budgets for a dry heath ecosystem in the south of England. *J. Ecol.*, **55**, 677-689.
- CHAPMAN (S.B.), 1970. — The nutrient content of the soil and root system of a dry heath ecosystem. *J. Ecol.*, **58**, 445-452.
- CHAPMAN (S.B.) and WEBB (N.R.), 1978. — The productivity of *Calluna* heathland in southern England. In: O.W. Heal and D.F. Perkins (Editors), *Production Ecology of Some British Moors and Montane Grasslands*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 247-262.
- CHAPMAN (S.B.), HIBBLE (J.) and RAFAREL (C.R.), 1975a. — Net aerial production by *Calluna vulgaris* on lowland heath in Britain. *J. Ecol.*, **63**, 233-258.
- CHAPMAN (S.B.), HIBBLE (J.) and RAFAREL (C.R.), 1975b. — Litter accumulation under *Calluna vulgaris* on a lowland heathland in Britain. *J. Ecol.*, **63**, 259-271.
- CHAPMAN (S.B.), 1979. — Some interrelationships between soil and root respiration in lowland *Calluna* heathland in southern England. *J. Ecol.*, **67**, 1-20.
- CLYMO (R.S.), 1978. — A model of peat bog growth. In: O.W. Heal and D.F. Perkins (Editors), *Production Ecology of Some British Moors and Montane Grasslands*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 187-223.
- CLYMO (R.S.), REDDAWAY (E.J.F.), 1971. — Productivity of *Sphagnum* (Bog moss) and peat accumulation. *Hydrobiologia*, **12**, 181-192.
- CRISP (D.T.), 1966. — Input and output of minerals for an area of Pennine moorland: The importance of precipitation, drainage, peat erosion and animals. *J. Appl. Ecol.*, **3**, 327-348.
- FORREST (G.I.), 1971. — Structure and production of north Pennine blanket bog vegetation. *J. Ecol.*, **59**, 453-479.
- FORREST (G.I.) and SMITH (R.A.H.), 1975. — The productivity of a range of blanket bog vegetation types in the northern Pennines. *J. Ecol.*, **63**, 173-202.
- GIMMINGHAM (C.H.), CHAPMAN (S.B.) and WEBB (N.R.), 1979. — European heathlands, in *Heathlands and Related Shrublands* (Ed. by R.L. Specht), pp. 365-413. Elsevier Scientific Publishing Co., Amsterdam.
- GORHAM (E.), 1958b. — The influence and importance of daily weather conditions in the supply of chloride, sulphate and other ions to freshwaters from atmospheric precipitation. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, **241B**, 147-178.
- GRACE (J.) and MARKS (T.C.), 1978. — Physiological aspects of bog production at Moor House. In: O.W. Heal and D.F. Perkins (Editors), *Production Ecology of some British Moors and Montane Grasslands*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 38-51.
- GRACE (J.) and WOOLHOUSE (H.W.), 1974. — A physiological and mathematical study of growth and productivity of a *Calluna-Sphagnum* community. IV. A model of growing *Calluna*. *J. Appl. Ecol.*, **11**, 281-295.

- GRANT (S.A.), 1971. — Interactions of grazing and burning on heather moors. 2. Effects on primary production and level of utilization. *Journal of the British Grassland Society*, **26**, 173-181.
- GRANT (S.A.) and HUNTER (R.F.), 1966. — The effects of frequency and season of clipping on the morphology, productivity and chemical composition of *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *New Phytol.*, **65**, 125-133.
- HEAL (O.W.) and PERKINS (D.F.), 1976. — I.B.P. studies on montane grassland and moorlands. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, **274**, 295-314.
- MATTSON (S.) and KOULTER-ANDERSSON (E.), 1954. — Geochemistry of a raised bog. *Kungl. Lantbr. Högsk. Ann.*, **21**, 321-366.
- MATTSON (S.), SANDBERG (G.) and TERNING (P.E.), 1944. — Electrochemistry of soil formation. VI. Atmospheric salts in relation to soil and peat formation and plant composition. *Lantbr. Högsk. Ann.*, **12**, 101-18.
- METEOROLOGICAL OFFICE, 1952. — *Climatological Atlas of the British Isles*. H.M.S.O., London (1979).
- MILLER (G.R.), 1979. — Quantity and quality of the annual production of shoots and flowers by *Calluna vulgaris* in north-east Scotland. *J. Ecol.*, **67**, 109-129.
- ORDNANCE SURVEY, 1967. — Map of mean annual rainfall (1916-1950). Scale 1/625 000. Chessington Survey.
- ROBERTSON (R.A.) and DAVIES (G.E.), 1965. — Quantities of plant nutrients in heather ecosystems. *J. Appl. Ecol.*, **2**, 211-219.
- SJÖRS (H.), 1950. — On the relation between vegetation and electrolytes in North Swedish mire waters. *Oikos*, **2**, 241-58.
- SUMMERS (C.F.), 1978. — Production in montane dwarf shrub heaths. Production Ecology of British Moors and Montane Grasslands (Ed. by O.W. Heal and D.F. Perkins), pp. 263-276. Springer, Berlin.
- WATT (A.S.), 1955. — Bracken versus heather, a study in plant sociology. *J. Ecol.*, **43**, 400-506.

THE EFFECTS ON HEATHLAND AND MOORLAND SOILS IN SCOTLAND AND NORTHERN ENGLAND FOLLOWING COLONIZATION BY BIRCH (*BETULA* spp.)

by John MILES and W.F. YOUNG

*Institute of Terrestrial Ecology, Hill of Brathens, Banchory
Kincardineshire, AB3 4BY, United Kingdom*

SUMMARY

The paper summarizes the main findings of a study to examine the effects on *Calluna* heathland soils in Scotland and northern England following colonization by birch (*Betula pendula* and *B. pubescens*). In the field layer, *Calluna* is initially replaced mainly by *Deschampsia flexuosa* and *Vaccinium myrtillus*; other species appear more gradually. The heathland mor humus gives way to mull, while pH, base status, rates of nitrogen mineralization and cellulose decomposition, and the growth response of test plants all tend to increase markedly. The methodological approach, mechanisms of soil change, and possible implications of the results to forestry are discussed.

INTRODUCTION

Heathlands and moorlands are a significant natural resource in Britain, forming about 30 % of the land area (c. 7.2 Mha). They are especially important in Scotland, forming about 65 % of its land area (c. 5.0 Mha) (Ministry of Agriculture, etc., 1966; EDWARDS & WIBBERLY, 1971). They support several overlapping uses, in particular farming of sheep and cattle, cropping of red grouse (*Lagopus lagopus scoticus* Latham) and red deer (*Cervus elaphus* L.) for profit and sport, conservation of wild-

life, and human recreation. Most have developed following the destruction of the former forest cover in historical and prehistorical times (DIMBLEBY, 1962; ANDERSON, 1967; GIMINGHAM, 1972). Persistent burning and grazing since then have prevented re-invasion by trees.

The most extensive vegetation types normally contain few vascular species. *Calluna vulgaris** was conservatively estimated to be the dominant species over at least 0.4 Mha in England and Wales and 1.2 Mha in Scotland a quarter century ago (DAVIES, 1942; GEDDES & STAMP, 1953), and is an important constituent of the vegetation over at least an equal area. There have since been losses due to afforestation and to conversion of grassland by farmers, but there are probably still at least 1.0 Mha of *Calluna* dominant heath in Scotland. The floristic poverty is partly a result of the inherently poor acid soils, but has probably been intensified directly by woodland destruction and subsequent grazing and burning (McVEAN & LOCKIE, 1969; GIMINGHAM, 1971), and indirectly by the acidifying effects of *Calluna* on the soil (GRUBB *et al.*, 1969; McVEAN & LOCKIE, 1969).

To increase wildlife diversity and to improve the quality of the grazings it is now often desirable to

* Vascular plant nomenclature follows CLAPHAM, TUTTIN & WARBURG (1962)

introduce additional species to many sites, and to encourage their regeneration and spread. While experiments have shown that it is possible to establish many extra species from seed in *Calluna* heathland, it was also found that many species, including several that may have been present under former woodland conditions, established only if nutrients were added to the soil when seed was sown (DIMBLEBY, 1958; MILES, 1974, 1975).

The results of these introduction experiments led to a consideration of other, indirect ways in which soil fertility could be improved. *Calluna* heaths and moorlands typically bear mor humus over podzolized mineral horizons, which, apart from the nutrient deficiencies associated with the low pH values, contain substances inhibitory to germination and plant growth, and to mycorrhizal fungi and soil micro-organisms (STEVENSON, 1966; ROBINSON, 1971; FUSTEC-MATHON *et al.*, 1975). There have however, been many suggestions that certain species, notably birch (*Betula pendula* and *B. pubescens*), are associated with mull formation in place of mor, and even with depodzolization (DIMBLEBY, 1952; HANDLEY, 1954; HUNTER, 1962; GARDINER, 1968). To replace *Calluna* heath by vegetation which would promote mull formation should permit edaphically more demanding species to establish in the long term, and thus develop the grazing value and wildlife diversity of the sites.

The reputation of birch as a soil "improver" seemed of particular potential importance. It is one of the most abundant trees in Britain, occupying about 13 % of all stocked woodlands (EDLIN, 1970). It is particularly abundant and important in the Scottish Highlands, where birch woods and scrub form a characteristic and attractive part of the landscape. These woods provide valuable browse and shelter for sheep and deer, firewood for man, are a potential source of pulpwood and timber, and support a rich fauna and flora compared with surrounding moorlands. However, despite a considerable literature, there is very little substantive evidence about the effects of birch on the soil.

Accordingly, a study was begun in late 1973 to

identify the trends, rates, limits and causes of any soil changes associated with birch development on poor moorland soils. This paper summarizes the approach and the main findings to date, illustrating the latter by results from just one of the sites, situated near to Advie, Morayshire, in north-east Scotland (Fig. 1). Full details of the sites studied, methods and results, and critical discussion, will be given in a series of papers elsewhere.

METHODS

Any effects of a plant on the soil can only be demonstrated conclusively by experimentation, but with long-lived species like trees the time span necessary for such experiments is intimidating. Therefore, in order to obtain some preliminary evidence rapidly, we examined the soils under first generation birch stands of different ages and compared them with the soils of adjacent ground not colonized by birch. The main criterion for the selection of sites was the presence of birch invading a topographically uniform moorland area with a freely drained podzolic soil, also as uniform as possible. Thirteen sites were finally selected, situated from Spinningdale, Sutherland, in northern Scotland, to Silpho, North York Moors, in northern England (Fig. 1).

Two of the sites are old quarry floors in *Calluna* dominated moorland, three are felled *Pinus sylvestris* stands planted on former *Calluna* moorland, and the other eight are on *Calluna* moorland. *Betula pendula* grows at nine of the sites, and *B. pubescens* at three, while the remaining site has both species. The sites vary considerably in soil parent materials, elevation and aspect, but all lie in the relatively low rainfall areas of eastern Britain. The soils at all the sites are sandy and very low in clay, and also very low in bases, at least in the topsoil, except at one of the quarry sites.

The soil types of the uncolonized ground at the sites studied are as follows: podzol with mor humus



FIG. 1 — Location of sites.

at 6 sites; brown podzolic soil (sol ocre podzologique (DUCHAUFOR, 1970)) with mor humus at 2 sites; brown podzolic soil with moder humus at 2 sites; old blanket peat (tourbière haute) with mor humus produced by a former stand of *Pinus sylvestris* at one site; skeletal soils (lithosols) at the 2 quarry sites.

There are clearly many possible pitfalls to interpreting the results from a comparative study like this. Soils characteristically show great variability (BECKETT & WEBSTER, 1971), often on a scale so small that a single tree can be rooted in two or more quite different soils (LYFORD, 1974). Few patches of heath or moor are effectively level, so soil catenas (chaînes de sols) are commonplace. The composition of the soil parent material can vary locally in drainage and base status, especially in transported materials like the glacial drifts found at most of the sites in this study, producing corre-

sponding variations in the soil profiles developed. To this background of general soil variability must be added the fact that birch tends to colonise relatively fertile soils more readily, abundantly and vigorously than poorer soils (MILES & KINNAIRD, 1979). Therefore any birch wood soil is quite likely to be intrinsically more favourable to plant growth than soil on adjacent moorland.

To interpret the present differences in labile soil properties under moorland and adjacent birch stands as though they represented changes in time at a single point, it is necessary to determine the following:

1. That topography and relatively stable soil properties do not differ significantly between colonized and uncolonized moorland.
2. That the vegetation prior to birch colonization was the same as on the adjacent uncolonized ground.
3. That the birch stands are first generation.

If points 1 and 2 can be demonstrated, the presumption can be made that the labile soil properties did not differ significantly across the site before birch colonization began. Determining point 3 permits a time scale to be attributed to any inferred changes in labile soil properties simply by ageing the existing birch stand. The weak link in the argument is the premiss of antecedent similarity of labile soil properties, which cannot be tested. However, it was thought that if a fairly large number of sites were studied (with the intrinsic uniformity of each demonstrated as rigorously as possible), and showed the same trends in any inferred soil changes, then the premiss was likely to be valid.

Variability in stable soil properties was examined by studies of soil profiles, and of soil mineralogy and particle size distribution (granulométrie). These have defined the extent of variation across the sites, and have confirmed their effective uniformity in terms of relatively stable, plant-independent properties. For example, Figs. 2 and 3 give plots of the first and second components from principal component analyses of particle size distribution (7 variables), and stable profile characteristics (11 va-

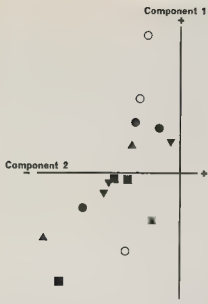


FIG. 2. — Plots of first and second components from a principal component analysis of soil particle size distribution at the Advie site. (Soil under *Calluna* ○, and *Betula pendula* aged 18 years ●, 26 years ■, 38 years ▼, and 90 years ▲).

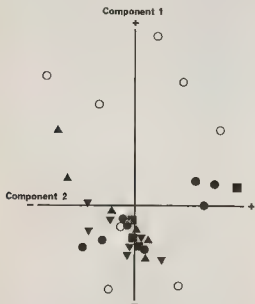


FIG. 3. — Plot of first and second components from a principal component analysis of stable soil profile characteristics (estimated by eye) from the C horizon at the Advie site. (Symbols as in Fig. 1).

riables) estimated by eye, respectively, from random points under *Calluna* and each age of birch at the

Advie site. The trends represented by the axes are not important here. The salient fact is that although there is considerable scatter in both cases, points from the different age classes are completely intermingled, showing that intra-age class variability is greater than inter-age class variability. These results, together with similar evidence from mineralogical analysis, indicate the effective intrinsic uniformity of the soil across the site.

Evidence about the vegetation existing prior to birch colonization was obtained from examination of stem fragments of *Calluna*, and of the species and relative abundance of pollen and viable seed buried in the soil profiles. These provided unequivocal evidence that most of the birch stands examined at the 13 sites were definitely first generation, having colonized ground without birch.

In addition, the following measurements were made initially across all sites: (i) pH, bulk density, loss of weight on ignition and available-water capacity, on the top 5 cm of soil; (ii) N ammonium acetate extractable calcium, magnesium, potassium, sodium and hydrogen, 0.002N sulphuric acid extractable phosphorus, total carbon, nitrogen and phosphorus, rate of mineralization of nitrogen on incubation, loss of weight on ignition, and bulk density on the top 15 cm of soil. Additionally, 0-15 cm soil samples have been compared by assessing the growth in them of *Raphanus sativus* and other test plants under controlled glasshouse conditions. The extent of podzolization has been estimated by determination of 3 % oxalic acid extractable iron and aluminium down the profiles. Rates of cellulose decomposition have been studied at two sites using cotton strips following the method of LATTER & HOWSON (1977), and earthworm populations have been estimated at one site. Latterly, measurements have concentrated on examining the processes of soil change under birch. They have included descriptions of birch root systems, of total, exchangeable and potentially mobilizable bases down soil profiles, and of the tannin contents of birch leaves. Changes in the ground vegetation under birch canopies have also been investigated.

RESULTS

Since birch colonization began, substantially the same trends seem to be evolving at all sites, although the extent and rate of change varies considerably between sites. (Tables 1 and 2 show some of the trends in vegetation and soil respectively for the site near Advie, Morayshire).

The vegetation changes are:

- (a) Gradual death of the *Calluna* ground-cover as birch canopies develop, and its replacement by *Deschampsia flexuosa* and *Vaccinium myrtillus* in particular, the former especially on more mineral soils, the latter where an organic surface horizon is better developed.
- (b) Gradual appearance of species characteristic of woodlands and grasslands e.g. *Agrostis* spp., *Anthoxanthum odoratum*, *Hypericum pulchrum*,

Oxalis acetosella, *Viola riviniana*, as soil conditions change, and a decrease in the numbers of species characteristic of *Calluna* heath. It has been found experimentally that species like *Primula vulgaris*, *Prunella vulgaris* and *Viola riviniana* are unable to establish from seed on bare soil in *Calluna* heath, but survive on soils in birch stands aged c. 25-40 years.

The main trends in soil change in the top 15 cm are:

- (a) A gradual change in the composition of the buried seed flora to one characteristic of woodland, following changes in the field layer; soil pollen accumulations changed similarly.
- (b) A considerable increase in numbers of surface living earthworms, especially *Lumbricus rubellus*, and with *Lumbricus terrestris* and *Alloobophora* spp. appearing later as soil conditions change.
- (c) A gradual breakdown of the old *Calluna* mor humus layer and its conversion to a mull-like form, probably due largely to earthworm feeding.
- (d) Increased rates of cellulose decomposition and of nitrogen mineralization.
- (e) A decrease in exchangeable hydrogen, and increases in pH, exchangeable calcium and total phosphorus.
- (f) A decrease in carbon/nitrogen, carbon/phosphorus and carbon/potassium ratios from the critical levels present on the moorlands (c. 20-30, 350-500 and 400-500 respectively) at which nutrient immobilization and deficiencies would be expected (EVERS, 1967; Gosz *et al.*, 1973; DOWDING, 1974).
- (g) Increasing growth response of test plants in glasshouse trials.

TABLE 1
Changing numbers of vascular plant species found in *Calluna* heath and adjacent stands of *Betula pendula* aged from 18 to 90 years old, near Advie, Morayshire, Scotland

	Age of stands of <i>B. pendula</i>				
	<i>Calluna</i> heathland	18 years	26 years	38 years	90 years
Number of species present as growing plants	12	20	19	24	30
* Total number of species present	16	24	23	28	33
* Total number of heathland species absent from the woodland	—	2	3	4	7
* Total number of species present in the woodland not occurring in the <i>Calluna</i> heathland	—	11	11	15	25
* Includes species present only as buried, viable seed — an important part of any flora					

In addition, there is a suggestion that the bleached Ea horizon in podzols is being gradually obliterated by the incorporation of organic matter and ferric iron, thus tending to form brown podzolic profiles, and also that the boundary between the B and the Ea or A horizons is becoming less sharp. Also there was an apparent decrease in exchangeable

TABLE 2

Soil analyses from *Calluna* heathland and nearby stands of *Betula pendula*, aged from 18 to 90 years old, near Advie, Morayshire, Scotland

	<i>Calluna</i> heathland	Age of <i>B. pendula</i> stands				
		18 years	26 years	38 years	90 years	Least significant difference at 5 % level
* pH	3.8	3.9	4.0	4.7	4.9	0.1
** Exchangeable H (mg dm ⁻³)	117	108	109	101	89	25
** Exchangeable Ca (mg dm ⁻³)	196	201	207	489	319	83
** Total P (mg dm ⁻³)	151	210	196	240	232	82
** N mineralization after 14 days 14 days incubation (mg dm ⁻³ week ⁻¹)	-1.3	25	41	45	40	10
** C/N ratio	30	26	19	22	15	11
** C/P ratio	500	320	280	270	170	200
** C/K ratio	440	430	410	460	310	210
** Bioassay : mean shoot dry weight (mg) of 8 weeks old <i>Raphanus sativa</i>	8.7	18	43	59	6	18
Mean number of earthworms per 1 m ² (by formalin extraction)	1	5	27	127	78	26
* Soil from 0-5 cm, after removing L + F layer. ** Soil from 0-15 cm, after removing L + F layer.						

calcium beneath 90 year old birch at the Advie site and at another site with equally aged birch.

Studies to elucidate the mechanisms involved in these soil changes are still proceeding and most of the data have yet to be analysed in detail. No results will be presented here therefore, but the work is briefly mentioned later.

DISCUSSION

VALIDITY OF THE INTERPRETATIONS.

As soil conditions before birch colonization began can never be determined conclusively, evidence from

a survey made at a single point in time must be interpreted cautiously. In particular, the inferences drawn about the effects of birch may be confounded with the effects of slope at certain of the sites (including Advie). Ground water movements can prevent podzolization (TAMM, 1950), and soil creep may do also (MUIR & FRAZER, 1940). However, whether or not actual depodzolization (that is, obliteration of the eluviated Ea or A₂ horizon) eventually occurs, the results suggest that under developing birch there is a trend in labile soil properties towards those characteristically associated with brown podzolic soils, the formation of mull humus and increasing pH and microbial activity in particular. This was the trend at all sites, including the two quarries where soil development was on virgin substrata and antecedent similarity is not in question.

PROCESSES OF CHANGE.

The death of *Calluna* below the developing birch canopies seems to be by natural senescence, perhaps accelerated by the effects of shading. The field layer is too dense to permit *Calluna* to re-establish from seed even though large numbers of viable seeds are present in the soil.

The sharp increase in nitrogen mineralization rate from under *Calluna* to 18 year old birch probably reflects the change in the organic substrate from *Calluna* to mainly birch litter. The particularly marked increases in pH and exchangeable calcium of topsoil under 38 year old birch probably reflect in part a temporarily enhanced rate of calcium input from lower branches shed after canopy closure. The downward trend in exchangeable calcium under 90 year old birch, and possibly also in nitrogen mineralization rate, suggests a cyclic trend, in the opposite direction to that apparently found under certain conifers (PAGE, 1968, 1974). This might be expected as a consequence of the birch life cycle, where a stand develops a closed canopy and matures, with litter fall reaching a peak, and then opens up with tree senescence and death, often allowing *Calluna* to re-invade.

The work has raised many questions. Two in particular are being investigated. Firstly, what is the origin of the increased amounts of exchangeable calcium found in the topsoil of relatively old stands of birch? Through its effect on pH, and thus on the soil microflora and fauna, this calcium seems to be critically involved in the change from mor to mull. Initially it was hypothesized that as birch roots more deeply than heather, it may be absorbing calcium at greater depths than heather can. However, while this is currently being investigated by radiotracer studies, other evidence coming to hand suggests that birch is also accelerating the weathering of soil minerals compared with under heather, especially in the topsoil.

Secondly, if depodzolization does occur under birch, how is the Ea horizon obliterated? Mobiliza-

tion of iron through the birch trees would appear to have only a small effect, and soil mixing is probably the major cause, with surface organic matter being mixed downwards, and B horizon soil upwards. If this is so, to what extent can this be attributed to earthworms, other soil living animals (e.g. ants) and to the growth of roots? Fairly rapid depodzolization through soil mixing seems quite feasible. The upland podzols examined in this study characteristically have shallow Ea horizons, commonly less than 10 cm thick. It is doubtful however if the deeper Ea horizons commonly found in podzols further south could be so readily destroyed, for example those of the Lorraine Plateau or Vosges hills (GUILLET, 1970, 1971), or those of the Bagshot district of southern England, with Ea horizons commonly 50-100 cm or more in depth.

To verify the soil changes inferred from this survey, and to elucidate further the mechanisms involved, a series of long term experiments is currently being established. Birch is being planted at three *Calluna* heath sites on shallow podzols, and *Calluna* is being established after felling birch wood at three sites with brown podzolic soils.

POSSIBLE IMPLICATIONS FOR FORESTRY PRACTICE.

The results of this study give a new impetus to questions that have often been raised about the long term consequences of growing extensive conifer monocultures. Evidence suggests that some conifers, especially *Picea* and *Pinus* spp., cause surface acidification and accelerate podzolization (MILES, 1978), in contrast to birch. Substantial areas of Europe, where soils developed largely under natural broad-leaved woodlands, have now been replanted with conifers, and are therefore liable to soil acidification and to accelerated podzolization on susceptible soils. In Czechoslovakia for example, MARZHAN (1959) has estimated that up to 0.4 Mha are podzolizing under *Picea abies* and *Pinus sylvestris*.

Because podzols are generally associated with poorer volume growth of trees, even of species

adapted to such conditions, than are brown podzolic and other brown soils (LAG, 1962; PYATT, 1970; PAGE, 1971), it might be expected that soil changes under conifers would eventually cause declining yields. The evidence is equivocal however. Whereas some studies have indicated slower growth rates of second generation stands of conifers at some sites (SIREN, 1955; KEEVES, 1966; WHYTE, 1973), others have been unable to detect changes (GENSSLER, 1959; HOLMSGAARD *et al.*, 1961; HAUSSE, 1964; BUBLINEC, 1973). Conversely, it might be expected that depodzolization would be associated with increasing yields. Certainly the faster rates of decomposition and nutrient release associated with birch and other broadleaved trees in mull-forming systems would be expected to accelerate plant growth. Therefore, would an admixture of broadleaved trees benefit the growth of conifers? There have been claims to this effect (SHUMAKOV, 1958; KOVALEV, 1969; BLINTSOV, 1971; PRUDIC, 1972), but the supporting data are unconvincing. Thus, despite the marked soil changes that occur under many species, it is still an open question whether these have any effects, positive or negative, on timber yields. The value of pure conifer versus mixed conifer-hardwood stands clearly needs critical evaluation.

In this context it should also be remembered that in natural conditions soils are commonly subject to a succession of tree species (MILES, 1979), while indeed in boreal regions like much of the Scottish Highlands, conifers and broadleaved species tend to alternate. Such changes will keep decomposition systems in a similar state of flux, and in the latter case will have tended to effect an alternation between mor-forming and podzolizing, and mull-forming and possible depodzolizing plant/soil systems, thereby maintaining a long term balance. Therefore, as well as the advisability of mixed stands, should we also be considering rotations of species in these plantations? Or has their need been removed by current forestry technology, in particular the ubiquitous use of ploughing and the increasing use of fertilizers? The answers are unknown. We have no idea how forestry management techniques for maintaining soil fertility compare with natural processes. Yet

the need to spend increasing sums on fertilizers whose manufacture is energy-demanding surely justifies a thorough investigation of this subject.

REFERENCES

- ANDERSON (M.L.), 1967. — *A History of Scottish Forestry*. Nelson, London.
- BECKETT (P.H.T.) & WEBSTER (R.), 1971. — Soil variability: a review. *Soils and Fertilizers*, **34**, 1-15.
- BLINTSOV (I.K.), 1971. — Vliyaniye eli i berezy na drevno-podzolistye (palevye) pylevato-suginistye pochvy. *Izvestiya Vysshikh uchebnykh zavedeniy Lesnoi Zhurnal*, **14**(6), 28-33.
- BUBLINEC (E.), 1973. — Vplyv borovicovych porastov oblasti Záhoria na pôdu a účelnosť jej biologickej meliorácie listnáčmi. *Sborník Československé akademie zemědělských věd. Rada D. Lesnictví*, **19**, 139-143.
- CLAPHAM (A.R.), TUTIN (T.G.) & WARBURG (E.F.), 1962. — *Flora of the British Isles*, 2nd edn. Cambridge University Press, London.
- DAVIES (W.), 1942. — The grassland map of England and Wales. Explanatory notes. *Agriculture*, **48**, 112-121.
- DIMBLEBY (G.W.), 1952. — Soil regeneration on the north-east Yorkshire moors. *Journal of Ecology*, **40**, 331-341.
- DIMBLEBY (G.W.), 1958. — Experiments with hardwoods on heathland. *Institute Paper Commonwealth Forestry Institute*, No. 33.
- DIMBLEBY (G.W.), 1962. — The development of British heathlands and their soils. *Oxford Forestry Memoirs*, No. 23.
- DOWDING (P.), 1974. — Nutrient losses from litter on IBP tundra sites. *Soil Organisms and Decomposition in Tundra* (Ed. by A.J. Holding, O.W. Heal, S.F. MacLean and P.W. Flanagan), pp. 363-373. Tundra Biome Steering Committee, Stockholm.
- DUCHAUFOR (P.), 1970. — *Précis de Pédologie*, 3^e edn. Masson, Paris.
- EDLIN (H.L.), 1970. — *Trees, Woods and Man*, 3rd edn. Collins, London.
- EDWARDS (A.M.) & WIBBERLY (G.P.), 1971. — *An Agricultural Land Budget for Britain 1965-2000*. School of Rural Economics and Related Studies, Wye College, Ashford.

- EVERS (F.H.), 1967. — Kohlenstoffbezogene Nahr-
elementverhältnisse (C/N, C/P, C/K, C/Ca) zur Cha-
rakterisierung der Ernährungssituation in Waldböden.
*Mitteilungen des Vereins für forstliche Standortkunde
und Forstpflanzenzüchtung*, 17, 60-76.
- FUSTEC-MATHON (E.), RIGHI (D.) & JAMBU (P.), 1975.
— Influence des bitumes extraits de podzols humi-
ques hydromorphes des Landes du Médoc sur la
microflore tellurique. *Revue d'Ecologie et de Biologie
du Sol*, 12, 393-404.
- GARDINER (A.S.), 1968. — The reputation of birch for
soil improvement. A literature review. *Research and
Development Paper, Forestry Commission, London*,
No. 67.
- GEDDES (A.) & STAMP (L.D.), 1953. — *Vegetation.
Reconnaissance Survey of Scotland*. Ordnance Survey,
Cheshington.
- GENSSLER (H.), 1959. — *Veränderungen von Boden
und Vegetation nach generationsweisem Fichtenan-
bau*. Doctoral Dissertation, Georg-August University,
Göttingen.
- GIMINGHAM (C.H.), 1971. — Calluna heathlands: use
and conservation in the light of some ecological ef-
fects of management. *The Scientific Management of
Animal and Plant Communities for Conservation*.
(Ed. by E. Duffey and A.S. Watt), pp. 91-103. Black-
well Scientific Publications Oxford.
- GIMINGHAM (C.H.), 1972. — *Ecology of Heathlands*.
Chapman and Hall, London.
- GOSZ (J.R.), LIKENS (G.E.) & BORMANN (F.H.), 1973.
— Nutrient release from decomposing leaf and
branch litter in the Hubbard Brook Forest, New
Hampshire. *Ecological Monographs*, 43, 173-191.
- GRUBB (P.J.), GREEN (H.E.) & MERRIFIELD (R.C.J.),
1969. — The ecology of chalk heath: its relevance
to the calcicole-calcifuge and soil acidification pro-
blems. *Journal of Ecology*, 57, 175-212.
- GUILLET (B.), 1970. — Etude palynologique des pod-
zols. I. La podzolization sur alluvions anciennes en
Lorraine. *Pollen et spores*, 12, 45-69.
- GUILLET (B.), 1971. — Etude palynologique des pod-
zols. II. La podzolization sur les versants secs gré-
seux des Basses-Vosges. *Pollen et spores*, 13, 233-
254.
- HANDLEY (W.R.C.), 1954. — Mull and mor formation
in relation to forest soils. *Bulletin of the Forestry
Commission*, No. 23.
- HAUSSER (K.), 1964. — Wachstumsgang und Ertrag-
leistung der Fichte auf den Vorherrschenden Stan-
dorten einiger Wuchsbezirke der Altmoränen- und
Schotterlandschaft der Württembergischen Oberschwa-
bens. *Standort, Wald und Waldwirtschaft in Ober-
schwaben*, pp. 149-177. Der Verein für Forstliche
Standortkunde und Forstpflanzenzüchtung, Stuttgart.
- HOLMSGAARD (E.), HOLSTENER-JØRGENSEN (H.) and
YDE-ANDERSEN (A.), 1961. — Bodenbildung, Zuwachs
und Gesundheit von Fichtenbeständen erster und
zweiter Generation. 1. Nord Seeland. *Forstlige For-
skningsvaesen i Danmark*, 27(1), 1-167.
- HUNTER (R.F.), 1962. — Hill sheep and their pasture:
a study of sheep-grazing in south-east Scotland. *Jour-
nal of Ecology*, 50, 651-680.
- KEEVES (A.), 1966. — Some evidence of loss of pro-
ductivity with successive rotations of *Pinus radiata*
in the south-east of South Australia. *Australian Fo-
restry*, 30, 51-63.
- KOVALEV (L.S.), 1969. — Vliyaniye primesi berezy i
akatsii na razlozheniye lesnoi podstilki i na rost sosny
v kul'turakh lesostepi Tsentral'no-Chernozemnykh
Oblastey. *Izvestiya Vysshikh uchebnykh zavedenii Les-
noi Zhurnal*, 12 (3), 166-168.
- LATTER (P.M.) & HOWSON (G.), 1977. — The use of
cut strips to indicate cellulose decomposition in
the field. *Pedobiologia*, 17, 145-155.
- LYFORD (W.H.), 1974. — Narrow soils and intricate
soil patterns in southern New England. *Geoderma*,
11, 195-208.
- LÅG (J.), 1962. — Studies on the influence of some
edaphic growth factors on the distribution of various
forest vegetation in Norway. *Advancing Frontiers
of Plant Sciences*, 1, 87-96.
- MARZHAN (B.), 1959. — Degradatsiya lesnykh pochv v
chekoslovakii. *Vestnik sel'sko-khozyaistvennoi nauki*,
1959, 87-98.
- MCVEAN (D.N.) & LOCKIE (J.D.), 1969. — *Ecology and
Land Use in Upland Scotland*. Edinburgh University
Press, Edinburgh.
- MILES (J.), 1974. — Experimental establishment of
new species from seed in Callunetum in north-east
Scotland. *Journal of Ecology*, 62, 527-551.
- MILES (J.), 1975. — Performance after six growing
seasons of new species established from seed in Callu-
netum in north-east Scotland. *Journal of Ecology*,
63, 891-902.
- MILES (J.), 1978. — The influence of trees on soil
properties. *Institute of Terrestrial Ecology Annual
Report 1977*, pp. 7-11. Institute of Terrestrial Eco-
logy, Cambridge.

- MILES (J.), 1979. — *Vegetation Dynamics*. Chapman & Hall, London.
- MILES (J.) & KINNAIRD (J.W.), 1979. — The establishment and regeneration of birch, juniper and Scots pine in the Scottish Highlands. *Scottish Forestry*, **33**, 102-119.
- Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, and Department of Agriculture and Fisheries for Scotland (1968). — *A Century of Agricultural Statistics, Great Britain 1866-1966*. Her Majesty's Stationery Office, London.
- MUIR (A.) & FRASER (C.K.), 1940. — The soils and vegetation of the Bin and Clashindarroch Forests. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **60**, 233-341.
- PAGE (G.), 1968. — Some effects of conifer crops on soil properties. *Commonwealth Forestry Review*, **47**, 52-62.
- PAGE (G.), 1971. — Properties of some common Newfoundland forest soils and their relation to forest growth. *Canadian Journal of Forestry Research*, **1**, 174-192.
- PAGE (G.), 1974. — Effects of forest cover on the properties of some Newfoundland forest soils. *Canadian Forestry Service Publication*, No. 1332.
- PRUDIC (Z.), 1972. — Vliv habru na půdu a produkci borových predhori Moravských Karpat. *Sborník Československé akademie zemědělských věd. Rada D. Lesnictví*, **18**, 689-698.
- PYATT (D.G.), 1970. — Soil groups of upland forests. *Forest Record*, No. 71.
- ROBINSON (R.K.), 1971. — Importance of soil toxicity in relation to the stability of plant communities. *The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation* (Ed. by E. Duffey and A.S. Watt), pp. 105-113. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SHUMAKOV (V.S.), 1958. — K voprotu vliyanií smeny-porod na plodorodie pochvy. *Sbornik rabot po lesnomu khozyalstvu. Vsesoyuznyi nauchno-issledovatel'skii institut lesovodstva*, **34**, 126-134.
- SIREN (G.), 1955. — The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. *Acta forestalia fennica*, **62** (4), 1-408.
- STEVENSON (F.J.), 1966. — Lipids in soil. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, **43**, 203-210.
- TAMM (O.), 1950. — *Northern Coniferous Forest Soils*. Scrivener Press, Oxford.
- WHYTE (A.G.D.), 1973. — Productivity of first and second crops of *Pinus radiata* on the Moutere gravel soils of Nelson. *New Zealand Journal of Forestry*, **18**, 87-103.

LES MYCORHIZES DES ERICACÉES ET DES ESPÈCES DES LANDES ⁽¹⁾

par D.G. STRULLU et J.P. GOURRET

U.E.R. Sciences Biologiques, Campus Beaulieu, 35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

Cette note présente les différents types de mycorhizes existant dans les landes armoricaines et les formations précédant leur installation ou faisant suite à leur évolution. Les espèces des pelouses possèdent des mycorhizes du type arbusculo-vésiculaire dues à des Endogonacées; dans les landes existent principalement les associations à Ascomycètes des Ericacées; avec les stades forestiers les ectomycorhizes à Basidiomycètes deviennent prédominantes.

Les mycorhizes sont des associations symbiotiques qui unissent des cellules racinaires et des champignons du sol. Ces complexes intéressent la quasi totalité des végétaux parmi lesquels de nombreuses espèces cultivées pour l'alimentation (Blé, Maïs, Pois, Soja, Pomme de terre) et des essences productrices de bois (Chêne, Hêtre, Bouleau, Pins). Plusieurs travaux ont démontré que la mycorhization facilite la nutrition minérale des plantes (BOULLARD, 1969; HARLEY, 1969; MARKS et KOZLOWSKI, 1973; SANDERS *et al.*, 1975). Les recherches en cours ont pour but d'augmenter la production végétale afin de répondre aux besoins croissants de l'humanité, ceci en améliorant le rendement et en faisant progresser les zones de culture.

SUMMARY

This note shows the various types of mycorrhizas in the Armorican heathlands and the stages preceding their settlement or following their evolution. The plants in the grasslands have Phycomycetous vesiculo-arbuscular mycorrhizas; in the heathlands there are mainly Ascomycetous mycorrhizas; in the forest stages the Basidiomycetous ectomycorrhizas become predominant.

Dans les formations naturelles, l'étude des mycorhizes s'intègre dans le cadre des recherches sur les cycles biogéochimiques et le fonctionnement des écosystèmes. Le grand réservoir de phosphore de la biosphère est formé par des roches de type apatite. Celles-ci cèdent par leur décomposition, des phosphates aux écosystèmes terrestres. Une partie des composés libérés sont, accompagnant le cycle de l'eau, entraînés vers la mer où ils entretiennent le phytoplancton et les chaînes trophiques qui en dépendent. Les champignons mycorhiziens facilitent le prélèvement du phosphore par les plantes. L'absorption se fait d'abord dans les hyphes puis intervient le transport dans les cellules de la racine.

(1) Communication présentée au Colloque de la Société Française d'Ecologie et de la British Ecological Society, Ecologie des Landes, Université de Rennes, 2-7 juillet 1979

Des difficultés d'identification des partenaires fongiques limitent les études écophysologiques des mycorhizes. La plupart des chercheurs travaillant sur les mycorhizes se préoccupent de cette question. Devant ces problèmes, plusieurs types de classification ont été avancés. Sur des bases anatomiques PEYRONEL *et al.* (1969) ont proposé de séparer les ectomycorhizes des endomycorhizes, termes remplaçant respectivement mycorhizes ectotrophes et mycorhizes endotrophes. Des arguments cytologiques viennent renforcer cette classification (STRULLU, 1974, 1976 b, 1978). Les ectomycorhizes correspondent à des mycorhizes ectocellulaires, les endomycorhizes à des mycorhizes intracellulaires. LEWIS (1973) définit cinq groupes dont les noms sont basés sur des caractères anatomiques (ectomycorhizes, mycorhizes arbusculaires) ou sur des caractères de groupes systématiques (mycorhizes éricoides, arbutoides, des Orchidées). Cette classification a pour but de séparer les types de mycorhizes suivant des caractères physiologiques.

Les Ericales contiennent de nombreux genres formant des mycorhizes; ces complexes sont parfois rattachés à un type général correspondant à un mycelium cloisonné qui pénètre dans des cellules corticales. Il existe cependant des variations, dans les cas extrêmes, comme chez le genre *Arbutus*: le mycelium externe tend à former un manteau rappelant celui des ectomycorhizes. On distingue maintenant chez les Ericales deux groupes de mycorhizes. Le premier réunit les Arbutacées, les Pyrolacées et les Monotropacées qui ont un système souterrain puissant et différencié en racines longues et racines

courtes et le second qui intéresse les autres Ericacées et les Epacridacées qui ont au contraire un système racinaire très ténu. Ces deux types sont respectivement appelés « Arbutoides » et « Éricoides » (HARLEY, 1969). Dans les landes armoricaines, des mycorhizes typiquement éricoides se rencontrent chez *Calluna vulgaris* (L.).

Les mycorhizes de *Calluna vulgaris* sont représentées par des racines très grêles, elles mesurent de l'ordre de 0,1 mm de diamètre. Le cylindre central n'est jamais infesté, il montre une ou deux cellules ligneuses et quelques cellules libériennes. Il est entouré par un péricycle et un endoderme subérisé comprenant quelques éléments tannifères. Cet endoderme empêche la prolifération du champignon dans le cylindre central. La racine comprend à la périphérie une couronne de 5 à 6 cellules corticales qui mesurent 20 μ selon le diamètre radial et 50 μ selon le diamètre axial. Ces cellules hébergent le champignon. En microscopie électronique à balayage, les cellules infestées semblent gonflées; observées en microscopie photonique, elles apparaissent hypertrophiées et contiennent un gros noyau. En coupe semi-fine de 1 μ d'épaisseur environ, les filaments tordus et peu ramifiés forment des pelotons. En microscopie électronique, le cytoplasme des cellules racinaires apparaît sous la forme d'une fine pellicule disposée le long des parois et entourant les filaments fongiques. Les vacuoles des cellules racinaires contiennent des tannins (Planche I).

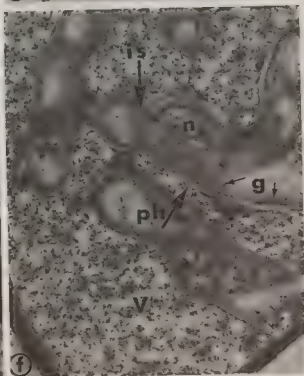
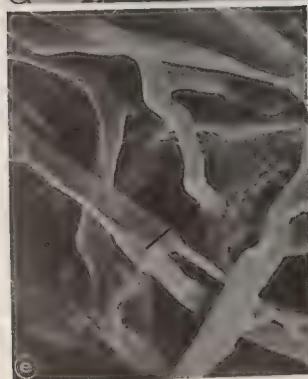
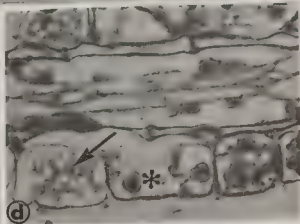
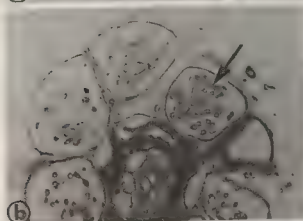
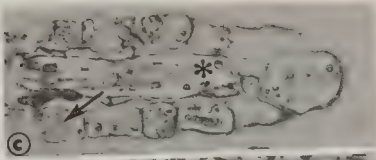
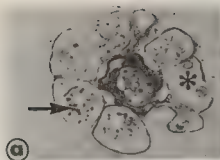
La position systématique des champignons responsables des mycorhizes de *Calluna vulgaris* a été précisée récemment, mettant un terme à une longue

FIG. a et b. — Microscopie photonique. Coupes transversales d'une mycorhize de *Calluna vulgaris*. Noter autour du cylindre central une couronne de cellules infestées (flèche). Une cellule racinaire non infestée montre des tannins (astérisque). $\times 600$ et $\times 1\,000$.

FIG. c et d. — Microscopie photonique. Coupes longitudinales d'une mycorhize de *Calluna vulgaris*. Noter les cellules corticales infestées (flèche). Des tannins sont présents dans plusieurs cellules (astérisques). Dans le cylindre central un vaisseau est visible (double flèche). $\times 600$ et $\times 1\,000$.

FIG. e. — Microscopie électronique à balayage. Point de pénétration d'une hyphe dans une cellule corticale (flèche) $\times 4\,000$.

FIG. f — Microscopie électronique à transmission. Les cellules hôte possèdent de grandes vacuoles (V) et une pellicule de cytoplasme. Le plasmalemmme de la cellule-hôte (ph) entoure complètement l'endophyte. L'interface comprend, outre les couches pariétales des hyphes, une couche d'isolement d'aspect granuleux (is). Les hyphes montrent des noyaux arrondis de type réticulé (n) et des rosettes de glycogène (g). $\times 18\,000$.



controverse. PEARSON et READ (1973) ont isolé un champignon Ascomycète appelé *Pezizella ericacea* sp. nov. (READ, 1974). La cytologie de l'endophyte de *Calluna vulgaris* vient d'être effectuée (BONFANTE-FOSOLO et GIANINAZZI-PEARSON, 1979, GOURRET et STRULLU, 1979). Les hyphes intracellulaires possèdent des cloisons transversales perforées munies de grains de Woronin caractéristiques des Ascomycètes (MOORE et MAC ALEAR, 1962; MOORE, 1965; STRULLU, 1976 b). Les parois fongiques sont composées de deux couches : l'interne est claire aux électrons, l'externe sombre aux électrons. Cette structure est aussi caractéristique des Ascomycètes formant des mycorhizes; elle a été plusieurs fois décrite chez les ectomycorhizes (STRULLU et GOURRET, 1973; STRULLU, 1974; STRULLU et GERAULT, 1977). Ces données confirment que les mycorhizes des Ericacées sont produites par des Ascomycètes et permettent en outre de définir un type de mycorhize dont l'organisation n'avait pas été établie sur le plan cytologique.

Dans les associations symbiotiques, le terme interface désigne l'ensemble des couches et des structures cellulaires interposées entre le cytoplasme des cellules de l'hôte et celui des cellules de l'organisme associé. Dans le cas des endomycorhizes, des difficultés techniques de préservation du matériel et de confection des coupes ont conduit à des descriptions peu précises et à des interprétations diverses (HADLEY *et al.*, 1971; HADLEY, 1975; STRULLU et GOURRET, 1974; COX et SANDERS, 1974; KASPARI, 1975; STRULLU, 1978). Nos observations au microscope électronique à transmission équipé d'une platine goniométrique permettent de définir ainsi la zone de contact entre les deux partenaires de l'association *Calluna vulgaris*/Ascomycète : plasmalemme de la cellule hôte/couche d'isolement/couche sombre de la paroi de l'endophyte/couche claire de la paroi de l'endophyte/plasmalemme de l'endophyte.

Plusieurs aspects de la physiologie des mycorhizes de *Calluna vulgaris* ont déjà été étudiés (PEARSON, 1971; PEARSON et READ, 1973 a et b; PEARSON et READ, 1975; STRIBLEY et READ, 1975). L'endophyte se développe à une température optimale de

20° et à un pH de 6,6. Il peut utiliser différentes sources de composés carbonés, amidon ou pectines, mais ses possibilités de dégradation de la cellulose sont limitées. Ces caractères physiologiques expliqueraient la prolifération des Ericacées dans des humus de type mor caractérisés par un pH acide. Les possibilités de nutrition carbonée rappellent celles de certains champignons ectomycorhiziens. Du point de vue de l'azote, le champignon montre une préférence pour l'alanine et l'acide glutamique; on sait que ces acides aminés existent dans les humus acides des sols des landes à Ericacées. STRIBLEY et READ (1974 a et b) ont montré que les composés azotés sont transférés de l'endophyte vers l'hôte, ce qui explique que la quantité d'azote contenue dans les plants mycorhizés est supérieure à celle contenue dans les plants non infestés. Enfin la mycorhization favorise la nutrition phosphorée des Ericacées (PEARSON et READ, 1973 b).

Dans le Massif armoricain, les landes à Ericacées se mettent en place après des stades de pelouses sèches à *Festuca ovina* (Planche II). Après incendie l'évolution montre des stades à Bryophytes puis des formations dominées par la Molinie. Les landes armoricaines et les formations précédant leur installation possèdent des Graminées (genres *Festuca*, *Agrostis*, *Molinia*) et des Légumineuses (genres *Ulex*, *Trifolium*, *Ornithopus*). Les Graminées et les Légumineuses forment des mycorhizes à Phycomycètes ou mycorhizes à vésicules et arbuscules. Le *Trifolium* est infesté par une Endogonacée appartenant au genre *Glomus*, qui produit des chlamydospores et des sporocarpes. Les complexes sont constitués d'un mycélium qui parcourt la surface de la racine. Des troncs et des vésicules envahissent les espaces intercellulaires; ces éléments de gros diamètre pénètrent dans les cellules du parenchyme cortical où ils se ramifient et développent des arbuscules.

Chez les Graminées, comme la Molinie (*Molinia caerulea*), les filaments fongiques de surface développent des vésicules externes de forme irrégulière, souvent globuleuses. Les champignons sont des Endogonacées rattachés au genre *Gigaspora*; ils pénètrent dans les cellules du parenchyme cortical;

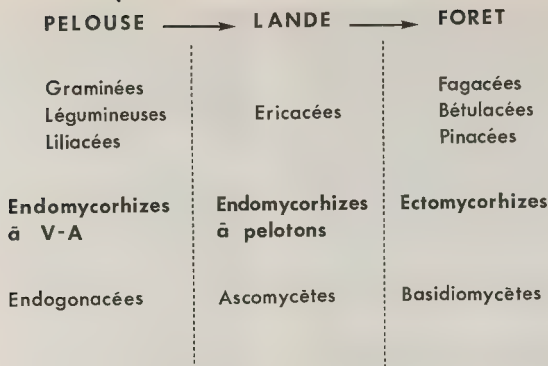


PLANCHE II

Tableau représentant de façon simplifiée les variations de la mycorhization dans les principaux stades de la série xérarche.

Dans le Massif armoricain, après les groupements saxicoles muscino-lichéniques, apparaissent des pelouses sèches à *Festuca ovina*. Ces formations rases sont caractérisées par des endomycorhizes du type vésiculo-arbusculaire qui associent les Endogonacées, Phycomyètes proches des Mucorales, aux racines des Graminées, Légumineuses et Liliacées. Ces pelouses évoluent vers des landes à *Calluna vulgaris* et plusieurs espèces d'*Erica* qui hébergent dans leurs racines des Ascomycètes, constituant des endomycorhizes à pelotons; ces symbioses non représentées précédemment sont considérées comme caractéristiques. L'évolution progressive des landes conduit à plusieurs types de groupements forestiers: forêt climacique de Chêne et de Hêtre, peuplements de Bouleaux, boisements de Pins. Ces groupements comprenant des Bétulacées, des Fagacées et des Pinacées sont caractérisés par des ectomycorhizes, les champignons responsables de ces symbioses sont surtout les Basidiomycètes, champignons supérieurs communément répandus.

le cylindre central et les parties terminales de la racine ne sont pas infestés. D'après SPARLING et TINKER (1975), les endophytes des Graminées produisent relativement peu de spores et la contamination pourrait se produire dans les conditions naturelles, à partir du mycélium. Des Liliacées comme l'*Allium schoenoprasum* (L.) constituent également des endomycorhizes à vésicules et à arbuscules. Les cellules corticales sont abondamment infestées, la destruction de l'endophyte entraîne la formation de gros amas résiduels qui occupent le centre des cel-

lules corticales. Dans les pelouses, les endomycorhizes à Ascomycètes ne sont pas représentées. Ces formations seraient donc caractérisées par des mycorhizes à vésicules et arbuscules. Ce type de mycorhizes est encore présent dans les landes proprement dites qui offrent comme caractéristique des endomycorhizes à pelotons constituées par des Ascomycètes.

L'évolution naturelle des landes fait apparaître des stades fourrés secs ou des taillis qui préfigurent la Chênaie-Hêtraie climacique (Planche II). Les espèces apparaissant alors montrent un autre type de

complexes symbiotiques. Les Bétulacées (*Betula pubescens*, *Carpinus betulus* L.); les Fagacées (*Castanea*, *Fagus*, *Quercus*), les Pinacées (*Pinus sylvestris* L., *P. pinaster* Aiton) forment des ectomycorhizes. Ces associations se présentent sous la forme de racines courtes entourées d'un manteau fongique d'épaisseur variable. La partie externe du manteau se prolonge dans la rhizosphère par un réseau extramatriciel. Des hyphes issues de la partie profonde du manteau progressent entre les cellules corticales pour former le réseau de Hartig. Dans les complexes existant chez les Angiospermes, les cellules racinaires en contact avec le symbiote sont allongées dans le sens radial, la zone infestée ayant un aspect de faux tissu palissadique. Par contre chez les Pinacées, les cellules corticales sont allongées dans le sens axial. Dans les deux cas et contrairement à ceux des endomycorhizes, il n'y a pas d'hypertrophie des cellules corticales.

Les ectomycorhizes sont formées par des Basidiomycètes appartenant à de nombreux genres : *Amanita*, *Russula*, *Boletus*. Un Ascomycète imparfait : *Cenococcum graniforme* est également lié à plusieurs espèces dont le Bouleau. Les ectomycorhizes favorisent le développement des arbres. Pour certaines espèces la mycorrhization semble indispensable dans les conditions naturelles. Les ectomycorhizes, contrairement aux endomycorhizes modifient profondément la morphologie des racines. La formation des racines courtes augmente considérablement les surfaces pouvant aborder l'eau et les éléments nutritifs. Le réseau extra-matriciel qui s'étend dans la rhizosphère assure une large exploration du sol. Le manteau fongique accumule des quantités importantes d'éléments minéraux qui peuvent être transférés ensuite du champignon vers les cellules-hôtes. Des analyses récentes effectuées à la microsonde électronique ont montré que le phosphore et le calcium sont accumulés au niveau des vacuoles du champignon (GOURRET et STRULLU, 1979).

En conclusion, ces recherches permettent de dégager les points suivants :

1. — Les mycorhizes des Ericacées sont formées par des Ascomycètes. Ce résultat déjà acquis par les

méthodes d'isolement des endophytes a été confirmé par des études ultrastructurales : les cloisons transversales du champignon symbiotique sont perforées et pourvues de grains de Woronin. Les études cytologiques montrent en outre qu'il s'agit d'endomycorhizes présentant les caractères suivants : le champignon pénètre dans les cellules corticales vivantes; les hyphes sont entourées par le plasmalemme de l'hôte et une couche d'isolement.

2. — Dans la série xérarche, parallèlement à l'évolution des formations végétales, on assiste à une évolution qualitative de la microflore associée aux racines. Les stades pionniers sont caractérisés par des symbiotes appartenant aux Endogonacées unis essentiellement aux Graminées, Légumineuses et Liliacées pour former des mycorhizes de type vésiculo-arbusculaire. Dans les stades de landes à Bruyère dominant des endomycorhizes à Ascomycètes. Ces endophytes peuvent se développer dans des humus de type mor, acide ayant un rapport C/N élevé. Les mycorhizes permettent l'absorption du phosphore par le système racinaire, et peuvent expliquer l'extension des Ericacées dans des sols particulièrement pauvres. Au cours de l'évolution de la lande vers la forêt climacique, se développent des complexes ectomycorhiziens peu représentés dans les formations précédentes, devenant prédominants dans les groupements forestiers de l'hémisphère Nord.

BIBLIOGRAPHIE

- BONFANTE-FOSOLO (P.) et GIANINAZZI-PEARSON (V.), 1979. — Ultrastructural aspects of endomycorrhiza in the Ericaceae. I. Naturally infected hair roots of *Calluna vulgaris* L. *Hull. New. Phytol.*, 83, 739-744.
- BOULLARD (B.), 1968. — Les mycorrhizes. *Monographie Bot. et Biol. Vég.*, Masson, Paris, 1 vol., 135 p.
- COX (G.) et SANDERS (F.E.), 1974. — Ultrastructure of the Host-Fungus interface in a vesicular-arbuscular Mycorrhiza. *New Phytol.*, 73, 901-912.
- GOURRET (J.P.) et STRULLU (D.G.), 1979. — Etude cytophysiologique et écologique des symbioses raci-

- naires : nodules fixateurs d'azote et mycorrhizes. *Compte-rendu A.T.P., C.N.R.S.*, 32 p.
- HADLEY (G.), JOHNSON (R.P.C.) et JOHN (D.A.), 1971. — Fine structure of the Host-Fungus interface in Orchid Mycorrhiza. *Planta*, **100**, 191-199.
- HADLEY (G.), 1975. — Organization and fine structure of Orchid Mycorrhiza. In *Endomycorrhizas*, SANDERS (F.E.), MOSSE (B.) et TINKER (P.B.), *Academic Press*, New York et Londres, 335-351.
- HARLEY (J.L.), 1969. — The biology of Mycorrhiza. *Leonard Hill*, London, 1 vol., 334 p.
- KÁSPARI (H.), 1975. — Fine structure of the host parasite interface in endotrophic mycorrhiza of tobacco. In *Endomycorrhizas*, SANDERS (F.E.), MOSSE (B.) et TINKER (P.B.), *Academic Press*, New York et Londres, 324-334.
- MARKS (G.C.) et KOZŁOWSKY (T.T.), 1973. — Ectomycorrhizae, *Academic Press*, New York et Londres, 444 p.
- MOORE (R.T.), 1965. — The ultrastructure of fungal cells. In *The Fungi*, AINSWORTH (A.S.), *Academic Press*, vol. 1, 95-118.
- MOORE (R.T.) et MAC ALEAR (J.H.), 1962. — Fine structure of mycota. Observations on septa Ascomycetes and Basidiomycetes. *Am. J. Bot.*, **49**, 86-94.
- PEARSON (V.), 1971. — The Biology of the Mycorrhiza in the Ericaceae. Ph. D. Thesis University of Sheffield.
- PEARSON (V.) et READ (D.J.), 1973 a. — The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. I. The isolation of the endophyte and synthesis of mycorrhizas in aseptic culture. *New Phytol.*, **72**, 371-379.
- PEARSON (V.) et READ (D.J.), 1973 b. — The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. II. The transport of carbon and phosphorus by endophyte and the mycorrhiza. *New Phytol.*, **72**, 1325-1331.
- PEARSON (V.) et READ (D.J.), 1975. — The physiology of the mycorrhizal endophyte of *Calluna vulgaris*. *Trans. Br. mycol. Soc.*, **64** (1), 1-7.
- PEYRONEL (B.), FASSI (B.), FONTANA (A.), TRAPPE (J.M.), 1969. — Terminology of Mycorrhizae. *Mycologia*, **61**, 410-411.
- READ (D.J.), 1974. — *Pezizella ericacea* sp. nov., the perfect state of a typical mycorrhizal endophyte of Ericaceae. *Trans. Br. mycol. Soc.*, **63**, 381-383.
- SANDERS (F.E.), MOSSE (B.) et TINKER (P.B.), 1975. — Endomycorrhizas, *Academic Press*, New York et Londres, 626 p.
- SPARLING (G.P.) et TINKER (P.B.), 1975. — Mycorrhizas in Pennine grassland. In *Endomycorrhizas*, SANDERS (F.E.), MOSSE (B.) et TINKER (P.B.), *Academic Press*, New York et Londres, 545-560.
- STRIBLEY (D.) et READ (D.J.), 1974 a. — The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. III. Movement of carbon-14 from host to fungus. *New Phytol.*, **73**, 731-741.
- STRIBLEY (D.) et READ (D.J.), 1974 b. — The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. IV. The effect of mycorrhizal infection on uptake of ¹⁵N from labelled soil by *Vaccinium macrocarpon* Ait. *New Phytol.*, **73**, 1149-1155.
- STRIBLEY (D.) et READ (D.J.), 1975. — Some nutritional aspects of the biology of Ericaceous mycorrhizas. In *Endomycorrhizas*, SANDERS (F.E.), MOSSE (B.) et TINKER (P.B.), *Academic Press*, New York et Londres, 195-207.
- STRULLU (D.G.), 1974. — Etude ultrastructurale du réseau de Hartig d'une ectomycorrhize à Ascomycètes de *Pseudotsuga menziesii*. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 278, série D, 2139-2142.
- STRULLU (D.G.), 1976 a. — Contribution à l'étude ultrastructurale des ectomycorrhizes à Basidiomycètes de *Pseudotsuga menziesii*. *Bull. Soc. Bot. F.*, **123**, 5-16.
- STRULLU (D.G.), 1976 b. — Recherches de biologie et de microbiologie forestières. Etude des relations nutrition-développement et cytologie des mycorrhizes chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) et les Abiétacées. Thèse Doct. Sc. Nat. (Etat), Université de Rennes, 1 vol., 1-291.
- STRULLU (D.G.), 1978. — Histologie et cytologie des endomycorrhizes. *Physiol. Vég.*, **16** (4), 657-669.
- STRULLU (D.G.) et GÉRAULT (A.), 1977. — Etude des ectomycorrhizes à Basidiomycètes et à Ascomycètes du *Betula pubescens* (Ehrh.) en microscopie électronique. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, **284**, série D, 2242-2246.
- STRULLU (D.G.) et GOURRET (J.P.), 1973. — Etude des mycorrhizes ectotrophes de *Pinus brutia* Ten. en microscopie électronique à balayage et à transmission. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, **227**, série D, 1757-1760.
- STRULLU (D.G.) et GOURRET (J.P.), 1974. — Ultrastructure et évolution du champignon symbiotique des racines de *Dactylorchis maculata* (L.) Verm., *J. Microscopie*, **20**, 285-294.
- STRULLU (D.G.) et GOURRET (J.P.), 1978. — Données ultrastructurales sur l'intégration cellulaire de quelques parasites ou symbiotes. II. Champignons mycorrhiziens. *Soc. Bot. Fr., Mémoires, Colloque Int. de Cécidologie* (à paraître).

RECHERCHES PHYTOÉCOLOGIQUES SUR LES LANDES ARMORICAINES : TRAVAUX EFFECTUÉS DEPUIS 1973

par J. TOUFFET

Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Rennes, 35042 Rennes Cedex

La lande est une formation végétale dont la physiologie particulière est due à la présence et à la dominance de plantes ligneuses basses comme les Bruyères et les Ajoncs que l'on appelle des Chamaephytes. Ces végétaux forment des buissons sempervirents, de hauteur variable ne dépassant pas deux mètres, qui sont plus ou moins serrés, ce qui donne des aspects fort variés à ce type de paysage.

En France cette végétation est surtout bien représentée dans le Cotentin, en Bretagne, en Sologne et dans les Landes de Gascogne. C'est l'un des paysages les plus typiques du Massif armoricain ce qui a en partie motivé la création du Groupe d'Etude des Landes Armoricaïnes (G.E.L.A.).

Sous le terme général de lande, on regroupe souvent en Bretagne, des groupements végétaux d'origine et d'aspect très différents. Dans la plupart des cas il s'agit d'une végétation de substitution qui a rem-

placé la forêt primitive; ce sont alors des landes secondaires ou landes régressives. Mais dans les zones littorales, soumises à l'action des vents d'Ouest, ainsi que sur certaines crêtes rocheuses, où les arbres et les arbustes ne peuvent se développer, la lande est primaire ou climacique.

Dans le Massif armoricain on distingue habituellement, suivant le degré d'humidité du substrat, trois principaux types de landes définis par la dominance ou l'exclusivité d'une espèce de Bruyère : la lande sèche à *Erica cinerea*, la lande mésophile à *Erica ciliaris*, la lande humide à *Erica tetralix*.

En fait comme nous le verrons par la suite, il existe une très grande diversité dans la nature de cette végétation suivant l'origine, la composition floristique, la situation géographique, les conditions écologiques, l'action anthropique, etc...

1. L'ORGANISATION ET L'ÉVOLUTION DES PHYTOCENOSES

L'étude de la végétation des landes armoricaïnes a été réalisée à deux niveaux de perception :

- à l'échelle régionale, par la méthode phytosociologique,
- à l'échelle stationnelle, par la méthode des transects.

A. ANALYSE DE LA VÉGÉTATION PAR LA MÉTHODE PHYTOSOCIOLOGIQUE.

À l'échelle régionale, les groupements végétaux ont été établis pour l'ensemble du Massif armoricain selon la méthode phytosociologique zurichomontpel-

lieraïne à partir de relevés floristiques effectués sur des surfaces aussi homogènes que possible. La pauvreté spécifique et le faible pourcentage d'espèces caractéristiques rend difficile la différenciation des unités phytosociologiques. Aussi avons-nous été amené à utiliser des méthodes mathématiques (analyse des correspondances, classification automatique, information mutuelle) qui prennent en compte l'abondance-dominance pour différencier certains groupements. Elles permettent de plus de mieux préciser les relations entre les espèces et les conditions de milieu et de dégager les facteurs écologiques les plus discriminants.

Cette étude analytique de la végétation de lande a permis de les situer dans le système phytosociologique habituel et de faire ressortir l'originalité de certains groupements comme la lande à *Erica cinerea* et *Vaccinium myrtillus* (B. CLÉMENT, J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET, 1980).

L'analyse globale par l'analyse factorielle de 425 relevés de landes provenant de Bretagne (fig. 1), réalisée par J.C. GLOAGUEN (1977), récapitule les principaux groupements.

Dans ce système apparaissent deux ensembles géographiques vicariants, l'un en Basse-Bretagne, l'autre en Haute-Bretagne. Dans chacun d'entre eux la distinction des associations correspond à un gradient écologique d'humidité.

Pour la plupart des associations reconnues existent plusieurs variantes qui peuvent avoir, suivant les auteurs, soit rang de sous-association, soit rang de faciès; elles témoignent soit de stades dynamiques, soit de variations écologiques. Nous les retiendrons quel que soit leur statut car ces unités de végétation correspondent bien à des groupements concrets, facilement repérables sur le terrain et relativement homogènes du point de vue physiognomique, floristique et écologique.

B. ANALYSE DE LA VÉGÉTATION PAR LA MÉTHODE DES TRANSECTS.

À l'échelle stationnelle la définition des unités de végétation élémentaires a été effectuée sur des bases

floristiques, structurales et écologiques selon une technique inspirée de K.W. PARKER (1951-1954) et G. LONG (1957 et 1958). Les espèces situées de part et d'autre d'une ligne, sur une largeur de un mètre, sont recensées en indiquant non seulement leur présence-absence mais aussi leur coefficient d'abondance-dominance suivant les normes habituellement utilisées dans les méthodes phytosociologiques; leur répartition est représentée par un trait noir dont l'épaisseur varie selon la valeur du coefficient; ceci permet de mieux rendre compte de l'optimum de développement de chacune des espèces et donc de son amplitude écologique vis-à-vis des facteurs du milieu analysés (fig. 2).

La comparaison de différentes séquences donne, pour une région donnée climatiquement homogène, un aperçu synthétique sur les variations concomitantes des caractères floristiques, structuraux et écologiques et permet de définir des unités de végétation que l'on peut assimiler à des écofaciès. L'écofaciès est en effet défini par J.P. JOUGLET (1976) comme « une subdivision de l'association végétale qui correspond à une situation morphologique, à un profil pédologique et à un faciès de végétation déterminé ».

Cette méthode nous a permis de définir, dans les landes du Cap Fréhel, 16 unités de végétation qui ont pu être aisément délimitées et cartographiées. Nous avons résumé schématiquement sur la figure 3 les relations entre les diverses unités de végétation en fonction d'une part de la roche mère et d'autre part de l'humidité du substrat.

Les facteurs géologiques expliquent l'opposition très nette entre, d'une part, les landes hautes à Ajoncs et les ptéridaies, très exubérantes, localisées sur les filons de dolérite et, d'autre part, les landes rases à Bruyères établies sur les grès. Ceci est certainement en relation avec le taux de saturation du complexe absorbant qui est nettement plus élevé en profondeur dans les sols bruns développés sur dolérite que dans les rankers ou dans les sols hydromorphes à pseudogley ou à gley, reposant sur les grès.

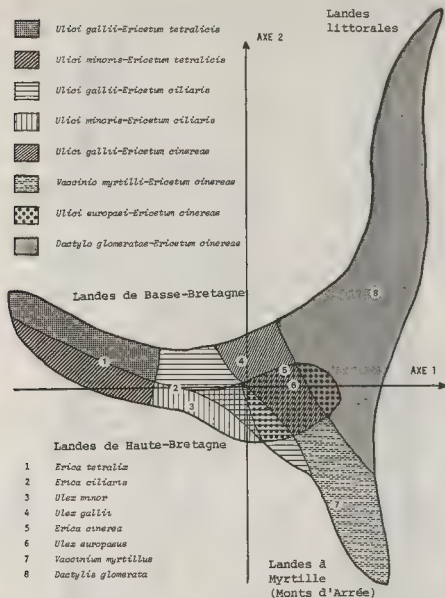


FIG. 1 — Diagramme d'analyse factorielle globale de 425 relevés de Landes bretonnes selon les axes 1 et 2 (utilisant le coefficient d'abondance dominance des espèces (J.C. GLOAGUEN, 1977).

Les facteurs topographiques et pédologiques sont intimement liés et agissent surtout suivant le degré d'humidité du biotope.

Sur dolérite et sol brun on passe suivant le gradient hydrique de la pelouse à *Brachypodium pin-*

natum et *Peucedanum officinale* à une lande sèche haute à *Ulex europaeus*, puis à une lande à *Ulex europaeus* X *Ulex gallii* plus mésophile et enfin à une saussaie. Ces deux derniers groupements, moins exigeants, se retrouvent en partie sur grès. Le grou-

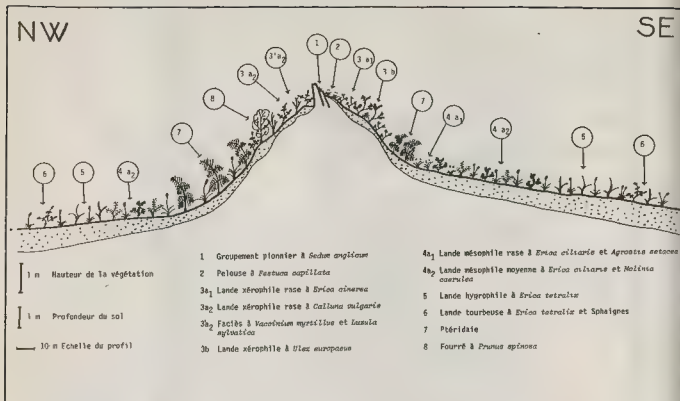


FIG 4 — Répartition des groupements végétaux dans les Monts d'Arrée (B. CLÉMENT, J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET, 1973).

plan quantitatif et énergétique l'étude des relations entre les organismes végétaux et animaux et le milieu pour essayer de comprendre le fonctionnement fort complexe de ces communautés biologiques.

Avec nos collègues J.C. LEFEUVRE et A. GUEGUEN, nous avons pu montrer que cette technique des transects est parfaitement adaptée à l'étude des peuplements orthoptérologiques en milieu hétérogène. Nous avons ainsi pu établir que la présence ou l'absence de certaines espèces et leurs variations densitaires sont en étroite relation avec la nature et la structure de la végétation et les conditions hygrométriques qui y sont liées. Ceci nous a permis de mettre en parallèle, dans la région de Paimpont, le dynamisme de la végétation et celui des peuplements

d'Orthoptères (A. GUEGUEN, J.C. LEFEUVRE et J. TOUFFET, 1977).

La correspondance entre les formations végétales, les unités phytosociologiques et les unités de végétation peut être aisément établie comme l'a fait B. CLÉMENT (1978) pour la zone centrale des Monts d'Arrée (tableau 1), ce qui permet de passer d'un niveau de perception à un autre.

C. CARTOGRAPHIE DE LA VÉGÉTATION.

La cartographie des unités de végétation que nous avons réalisée dans divers secteurs, met en évidence leurs relations et leur imbrication dans l'espace et permet de juger de la diversité des biocénoses et de

TABLEAU I

Correspondances entre les formations végétales, les unités phytosociologiques et les unités de végétation de la zone centrale des Monts d'Arrée (B. CLÉMENT, 1978)

Formation végétale	Unités phytosociologiques	Unités de végétation
PELOUSES	<i>Festuca tenuifoliae</i> - <i>Sedum anglica</i> Groupement à <i>Festuca fallax</i>	Groupement pionnier à <i>Sedum anglicum</i> Pelouse xérophile à <i>Festuca capillata</i> Pelouse piétinée à <i>Festuca fallax</i>
LANDES	<i>Ulex gallii</i> - <i>Ericetum cinerea</i> - <i>ulicetosum europaei</i>	Lande sèche à <i>Erica cinerea</i> Lande sèche à <i>Ulex europaeus</i> Lande sèche à <i>Calluna vulgaris</i>
	<i>Erica cinerea</i> - <i>Vaccinium myrtilli</i> - <i>pteridietosum aquilini</i>	Lande sèche à <i>Vaccinium myrtillus</i> Groupement à <i>Luzula sylvatica</i> Groupement à <i>Pteridium aquilinum</i> et <i>Vaccinium myrtillus</i> ? Fourré à <i>Prunus spinosa</i>
	<i>Ulex gallii</i> - <i>Ericetum ciliaris</i> - <i>ulicetosum europaei</i>	Lande xéro-mésophile à <i>Erica ciliaris</i> et <i>Agrostis setacea</i> Lande mésophile à <i>Erica ciliaris</i> et <i>Molinia caerulea</i> Lande mésophile à <i>Erica ciliaris</i> et <i>Arrhenatherum elatius</i> Lande mésophile haute à <i>Ulex europaeus</i>
	<i>Ulex gallii</i> - <i>Ericetum tetralix</i> - <i>scirpetosum caespitosi</i> <i>Sphagno compacti</i> - <i>Ericetum tetralicis</i> - <i>scirpetosum caespitosi</i>	Lande humide à <i>Erica tetralix</i> Lande humide à <i>Scirpus caespitosus</i> Lande humide à <i>Erica tetralix</i> et Sphaignes
TOLBÉRIERES ET APPARENTÉES	<i>Erica tetralicis</i> - <i>Sphagnetum acutifolii</i> <i>Sphagno plumulosi</i> - <i>Narthecietum ossifragi</i> <i>Sphagno pylaei</i> - <i>Rhynchosporietum albae</i> <i>Carex verticillati</i> - <i>Molinietum caeruleae</i> race à <i>Peucedanum lanceifoliae</i>	Lande tourbeuse à Sphaignes Groupement à <i>Narthecium ossifragum</i> Groupement à <i>Rhynchospora alba</i> Groupement à <i>Molinia caerulea</i>
FOURRES	Groupement à <i>Pteridium aquilinum</i> <i>Osundo regalis</i> - <i>Franguletum albae</i> <i>Sphagno palustre</i> - <i>Salicetum atrocinerea</i>	Groupement à <i>Pteridium aquilinum</i> et <i>Molinia caerulea</i> Fourré à <i>Rhamnus frangula</i> et Saules Saulaie tourbeuse à Sphaignes

leur importance. Ce travail de synthèse sert de base à nos collègues zoologistes pour l'étude de certains groupes animaux tels que les oiseaux ou les rongeurs.

Mais, la végétation étant le miroir du milieu, en cartographiant ces groupements végétaux on dresse indirectement une carte des milieux dont l'intérêt appliqué est évident. Ces documents sont très précieux pour définir d'une façon plus rationnelle l'utilisation de l'espace rural et prévoir un aménagement plus souple et plus varié qui tienne à la fois compte des exigences économiques et écologiques.

Ainsi nos travaux ont servi de base pour déterminer, dans le plan d'aménagement du littoral breton, les secteurs de lande à préserver. Ils ont aussi été utilisés pour étudier les répercussions de l'élevage

du Mouton sur les landes des Monts d'Arrée ou pour des travaux plus fondamentaux comme les recherches éco-éthologiques sur le Lapin de Garenne dans les landes du Cap Fréhel ou les recherches ornithologiques en Bretagne.

A partir des cartes de végétation, certaines cartes thématiques peuvent être établies. Ainsi, à Fréhel, ont été réalisées des cartes indiquant la hauteur de la végétation (importante en raison des conditions microclimatiques qui y sont liées et pour la répartition des oiseaux et des rongeurs), la biomasse et la productivité primaire. En combinant certains éléments (caractères des sols, structure et productivité de la végétation), on a pu définir des degrés de stabilité pour les divers types de lande.

II. — LA BIOMASSE VÉGÉTALE AÉRIENNE ET LA PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE DES LANDES

A. MÉTHODOLOGIE.

L'évaluation de la biomasse végétale aérienne et de la litière a été effectuée, dans les principales unités de végétation précédemment définies, au début des périodes hivernales en récoltant l'ensemble de la végétation et de la litière accumulée au sol.

Une étude préliminaire avait montré que le nombre et la dimension des prélèvements dépendaient étroitement de la structure de la végétation; ainsi 10 placettes de 0,25 m² (0,5 × 0,5) suffisent pour estimer les biomasses des landes jeunes mais il faut augmenter la surface des échantillons (1 × 1 m) pour les landes plus âgées.

Les prélèvements sont triés espèce par espèce puis pesés après séchage à l'étuve à 65 °C jusqu'à poids constant. Sur un nombre plus restreint d'échantillons pris au hasard l'importance des différentes parties de chaque espèce est évaluée de la même façon.

L'âge de la végétation est apprécié sur le terrain en dénombrant les accroissements sympodiaux des

Bruyères, la vérification est faite au microscope en comptant les anneaux de croissance sur des coupes minces effectuées à la base des tiges de Callune et des Bruyères.

La productivité primaire nette apparente correspondant à l'accroissement annuel moyen de la biomasse végétale aérienne; une valeur approchée de productivité moyenne de chaque type de lande peut être obtenue en divisant leur biomasse par l'âge de la végétation.

B. RÉSULTATS.

L'évaluation de la biomasse végétale aérienne hivernale a été réalisée dans la plupart des unités de végétation définies. Les valeurs varient en fonction de l'âge de la végétation, du type de lande et de la nature du substrat.

L'influence de la nature de la lande, liée aux conditions écologiques, apparaît nettement lorsque

l'on compare les biomasses végétales aériennes de végétation ayant sensiblement le même âge.

Ainsi au Cap Fréhel, pour des landes âgées d'une quinzaine d'années, la biomasse végétale aérienne varie de 17 t/ha pour la lande tourbeuse à *Erica tetralix* à 47 t/ha pour la lande mésophile à *Ulex gallii* (fig. 5).

Les plus faibles valeurs obtenues correspondent à la lande tourbeuse à *Erica tetralix* et à la lande rase à *Calluna vulgaris*; elles sont du même ordre de grandeur que celles données par S.B. CHAPMAN (1967) dans le Dorset en Grande-Bretagne (14 à 18 t/ha pour des végétations de lande à *Calluna* de 12 à 18 ans).

Lorsque les Ajoncs dominent et quelle que soit la hauteur de la végétation (lande haute à *Ulex europaeus* et lande mésophile à *Ulex gallii*) les biomasses sont nettement plus importantes; elles dépassent largement la valeur de 25 t/ha qui correspond en Grande-Bretagne à la biomasse maximale des landes à l'état stable. Dans ces deux types de landes la productivité primaire est donc beaucoup plus importante. Par contre, dans la lande rase à *Calluna vulgaris* et dans la lande tourbeuse à *Erica tetralix* qui paraissent représenter physionomiquement un état relativement plus stable que les landes à Ajoncs, les résultats obtenus sont nettement inférieurs à cette valeur optimale.

En ce qui concerne la biomasse de la litière, les valeurs les plus élevées sont obtenues dans les deux landes mésophiles à *Ulex gallii* (35 t/ha) puis à *Erica ciliaris* (20 t/ha).

L'évolution des biomasses aériennes totale et spécifique en fonction de l'âge de la végétation ainsi que l'accumulation de litière, ont été étudiées dans les deux principaux types de landes des Monts d'Arrée.

L'évolution des biomasses spécifiques montre que, bien que les espèces dominantes soient différentes ainsi que les valeurs absolues, toutes les landes ont des phases de développement analogues. D'une façon générale, on voit se succéder (fig. 6) :

— une phase à dominance graminéenne (*Agrostis*

setacea ou *Molinia caerulea* suivant le type floristique) dont l'apogée se situe généralement entre la 2^e et la 4^e année,

— une phase chamaeephytique (*Erica cinerea*, *Erica ciliaris* ou *Erica tetralix*) qui domine entre 6 et 10 ans,

— une phase nanophanérophytique (*Calluna vulgaris*, *Ulex gallii* ou *Ulex europaeus*) qui est encore en plein essor vers les 15-20 ans.

Parallèlement à l'évolution de cette végétation l'accumulation au sol de la litière ne cesse d'augmenter.

La phase nanophanérophytique peut constituer un stade momentanément stable tant que la densité de la végétation et de la litière empêche la germination des arbres et arbustes.

Elle peut aussi, lorsque le sol est peu profond et que des conditions climatiques exceptionnelles surviennent, disparaître; il se recrée alors des zones dénudées où la phase graminéenne va reprendre sa prépondérance (on a là une évolution cyclique).

Mais dans la plupart des cas, à plus ou moins longue échéance (et cela est souvent favorisé par l'action humaine), s'installent des arbustes et arbres préforestiers.

À côté de ce schéma d'évolution général, dont la nature et la durée dépendent de nombreux facteurs, il y a plusieurs variantes et de grandes différences quantitatives concernant en particulier l'importance de la productivité primaire et la vitesse d'accumulation et de décomposition de la litière.

Ainsi nous avons montré (B. CLÉMENT et J. TOUFRET, 1976) que, dans les Monts d'Arrée, la productivité primaire est plus importante dans les landes mésophiles que dans les landes humides.

D'une façon générale, la productivité nette apparente, qui correspond à la pente de la courbe, est maximale pendant les 4 premières années après la fauche (phase de néoformation à dominance graminéenne). Elle est trois fois plus élevée en lande mésophile (de l'ordre de 3 t/ha/an) qu'en lande hygrophile (de l'ordre de 1 t/ha/an).

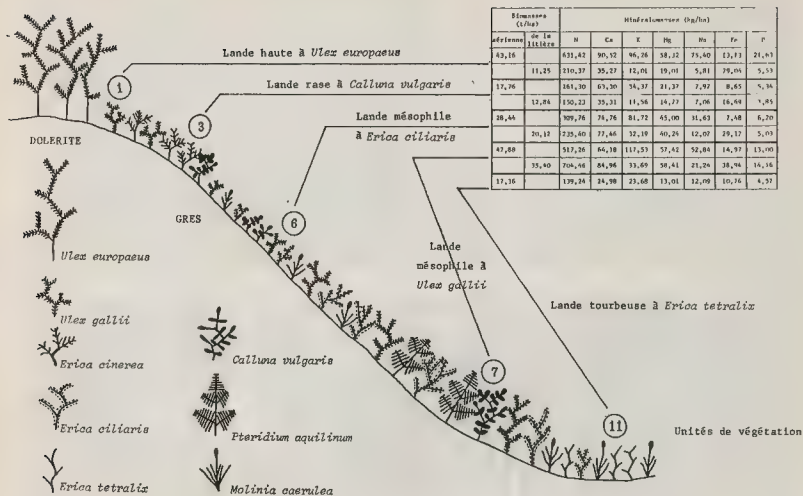


FIG. 5. — Biomasses et minéralomasses de quelques types de landes du Cap Fréhel âgées de 15 ans.

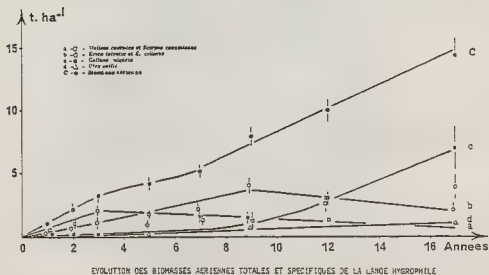
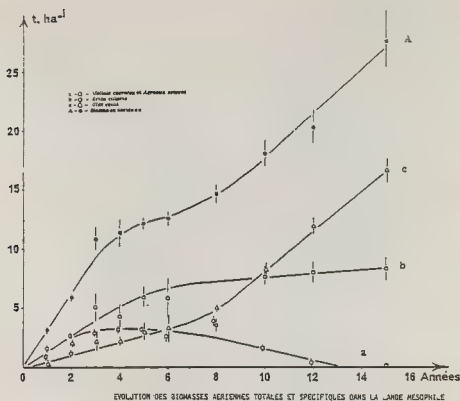


FIG. 6 — Evolution des biomasses aériennes totales et spécifiques des landes des Monts d'Arrée (B. CLÉMENT et J. TOUFFET, 1976).

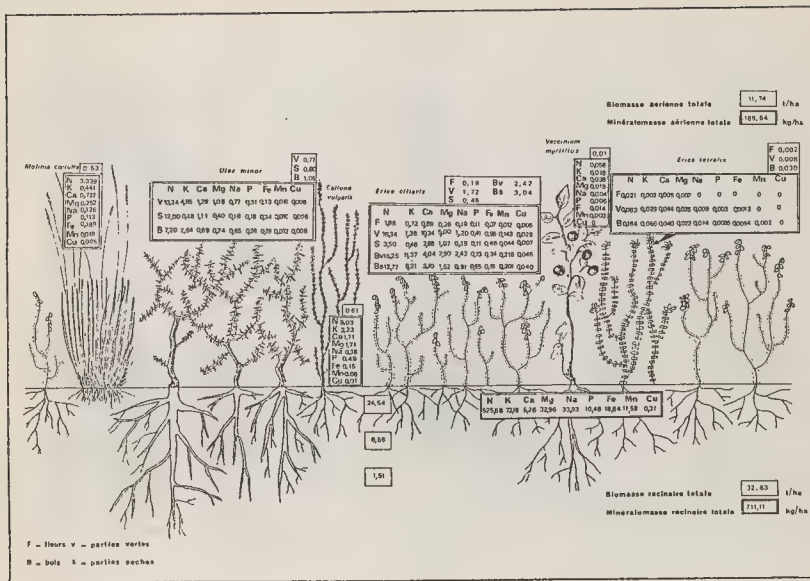


Fig. 7. — Biomasse (t/ha) et minéralomasse (kg/ha) d'une lande mésophile dans la région de Pampont (Vaubossard, le 8/3/1973) F. FORGARD, 1977).

Elle devient minimale pendant la phase de dominance des chamaephytes (phase de ralentissement), puis elle augmente à nouveau lorsque les nanophanérophytes (*Ulex* ou *Callune*) prennent plus d'importance (phase de restructuration).

Si l'on examine l'évolution des principales espèces végétales en relation avec l'âge de la communauté on retrouve pour la plupart les différentes phases de développement décrites par P. BARCLAY-ESTRUP et C.H. GIMINGHAM (1969) pour la *Callune* (phase pionnière, phase ascendante, phase de maturité, phase de dégénérescence).

Les plantes herbacées ont atteint leur stade de productivité maximale dès la fin de la première année et leur phase de maturité se termine vers 4 ans. Les Bruyères prennent le relai et leur phase de maturité se situe entre 6 et 15 ans pour *Erica ciliaris*, 9 et 12 ans pour *Erica tetralix*. Les nanophanérophytes n'ont pas encore atteint leur optimum de développement à 15 ans.

Pour un certain nombre de landes bretonnes, la productivité nette apparente moyenne a été évaluée en divisant la biomasse végétale aérienne par l'âge de la végétation.

En divisant pour chaque type de lande (et pour chaque espèce ou chaque organe) la quantité d'éléments biogènes accumulés dans la biomasse aérienne par l'âge de la végétation on obtient une valeur rendant compte partiellement de la quantité d'éléments minéraux puisés dans le sol chaque année.

Pour établir des bilans pour chaque élément (et pour la matière organique) il faut aussi connaître la quantité restituée par les litières (chute et décomposition) ainsi que l'apport dû au pluviollessivage.

La quantité de litière retournant au sol chaque année a été déterminée à Paimpont et à Fréhel en disposant 30 petits récipients sous la végétation. Leur mise en place dans une végétation dense perturbe le milieu en provoquant la chute des feuilles et des épinés sèches. Pour limiter cette erreur, et compte tenu de la faible quantité de matière retournant au sol, les récipients ne sont pas récoltés mensuellement mais au début de chaque année.

Parallèlement, l'étude de l'évolution de la structure des individus permet de connaître la durée de persistance des feuilles sur les rameaux et d'en déduire la chute annuelle (J.C. GLOAGUEN, 1979).

Pour connaître l'évolution pondérale et minérale de la litière au sol des quantités connues d'épinés d'Ajoncs et de feuilles mortes des principales espèces ont été enfermées dans de petits sachets de nylon de 0,33 mm de maille et déposés sur le sol dans la litière de leur station d'origine.

Périodiquement un certain nombre de sachets sont récoltés et leur contenu analysé (J.C. GLOAGUEN, F. FORGEARD et J. TOUFFET, 1980).

Dans ces mêmes landes l'interception des eaux de pluie par le couvert végétal et l'apport d'éléments biogènes par la pluie et le pluviollessivage (fig. 8) ont aussi été déterminés en plaçant 30 pluviomètres sous la végétation et en zone découverte. L'eau recueillie est mesurée chaque mois à l'éprouvette et analysée (F. FORGEARD, J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET, 1979).

Toutes ces données, ainsi que celles concernant le sol, nous ont permis d'établir des bilans concernant la répartition et l'évolution de la matière organique et des éléments biogènes dans les divers types de lande. Certains chaînons restent à approfondir; ainsi, pour le cycle de l'azote (fig. 9) des travaux sont en cours sur les processus de minéralisation et de fixation.

IV. — LA RECOLONISATION DES LANDES APRÈS INCENDIE

La compréhension de l'écosystème lande est difficile si l'on n'en connaît pas la genèse. C'est pourquoi, après la définition et l'inventaire des landes bretonnes, puis l'acquisition de données sur la productivité primaire et le bilan des éléments biogènes, nous avons abordé une étude des processus de recolonisation végétale de la lande après incendie.

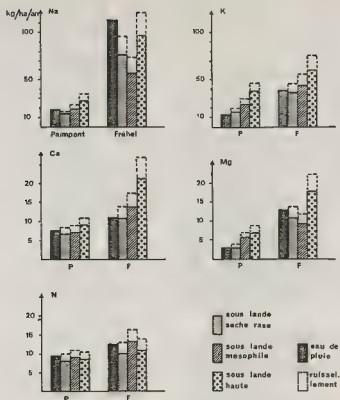


FIG. 8. — Apports annuels d'éléments minéraux par pluiolessivage dans les landes de Paimpont et de Fréhel (moyenne de 3 années en kg/ha)

L'évaluation de la production, de la dispersion et du devenir des semences dans le sol fait l'objet de travaux actuels à Paimpont et dans les Monts d'Arrée (B. CLÉMENT, A. RIVIÈRE et J. TOUFFET, 1979).

L'étude démographique, phénologique et bioénergétique des premiers stades de développement des Ajoncs et des Bruyères est aussi en cours. Chez *Ulex europaeus* (F. FORGEARD et J. TOUFFET, 1978) l'évolution démographique présente deux périodes cruciales; au moment de la germination les facteurs mésologiques provoquent la mort de nombreuses plantules, puis la concurrence intraspécifique intervient en plus et cause une mortalité importante au cours de la période estivale de la deuxième année

végétative. La croissance des organes aériens est active de mai à octobre et correspond à un seuil thermique supérieur à 10 °C. L'évolution des caractères structuraux des individus dépend essentiellement de facteurs internes mais les conditions de milieu et surtout la densité interviennent également. La teneur en éléments biogènes de tous les organes diminue progressivement et le rapport minéralomasse sur biomasse diminue considérablement au cours de la première année puis beaucoup plus lentement par la suite.

Dans les landes hygrophiles à *Erica tetralix*, la productivité primaire moyenne est comprise entre 1 et 1,5 t/ha/an quel que soit l'âge de la végétation. Après incendie, elle est nettement plus faible les

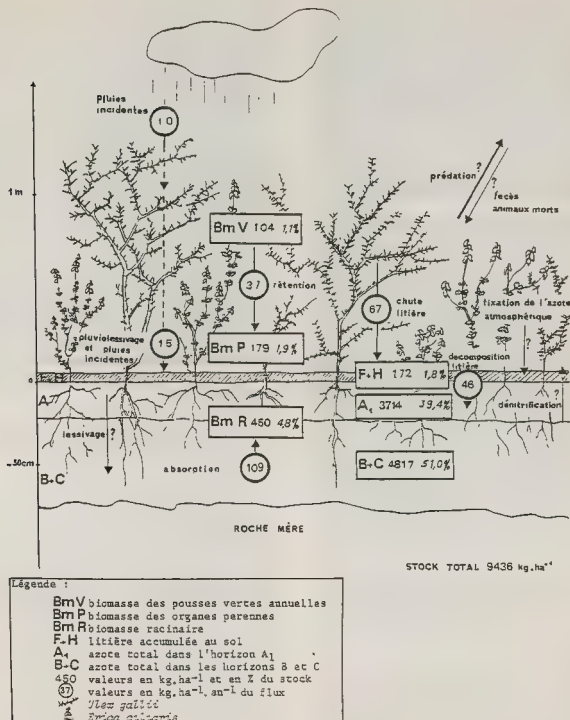


FIG. 9 — Répartition et flux d'azote dans une lande mésophile des Monts d'Arrée.

premières années (0,7 t/ha/an la première année, 0,8 t/ha/an la deuxième année) puis redevient normale après 3-4 ans.

Dans les landes mésophiles à *Erica ciliaris*, la productivité primaire est toujours nettement plus importante, de 2 à 4 t/ha/an, et plus variée suivant l'âge, la composition floristique et les caractères édaphiques. Elle diminue également les premières années après incendie.

Dans les landes sèches rares à *Erica cinerea*, la productivité primaire est de l'ordre de 1,5 à 2 t/ha/an.

Dans les landes hautes à Ajoncs, elle peut atteindre 6-7 t/ha/an.

Dans les landes mésophiles des Monts d'Arrée, nous avons montré (B. CLÉMENT et J. TOUFFET, 1979) que le développement d'*Erica ciliaris* ne paraît pas affecté par la richesse du substrat; c'est essentiellement la croissance ligneuse d'*Ulex gallii* liée à la teneur en cations du sol qui est responsable directement (croissance plus importante sur sol plus riche) ou indirectement (élimination progressive des Graminées bien que les conditions édaphiques leur soient aussi favorables) des disparités de biomasse et de productivité en fonction du substrat.

Les différences s'affirment surtout au cours du vieillissement de la végétation car, lorsque la biomasse végétale s'accroît, la quantité d'éléments biogènes accumulée dans la végétation et dans la litière augmente au détriment des horizons exploités par les racines qui s'appauvrissent de plus en plus.

III. — LA RÉPARTITION ET LE CYCLE DES ÉLÉMENTS BIOGÈNES

L'analyse des éléments biogènes essentiels a été effectuée sur le matériel végétal séché à 65 °C puis pulvérisé. Après minéralisation nitroperchlorique les cations ont été dosés au photomètre à flamme (Na et K) et au spectrophotomètre à absorption atomique (Ca, Mg, Fe). Le phosphore est déterminé

par la méthode colorimétrique au réactif sulfomolybdique et l'azote suivant la méthode classique de Dumas à l'analyseur Coleman.

L'analyse des teneurs en éléments minéraux montre que celles-ci varient suivant l'espèce, l'âge, la nature de l'organe considéré.

En règle générale, les parties vertes (épinos, feuilles, rameaux) sont plus riches en azote, potassium, phosphore, magnésium et sodium alors que les épinos, feuilles et rameaux secs ont des teneurs en calcium et fer plus élevées. Le bois est généralement pauvre en éléments minéraux; seules les teneurs en potassium y sont souvent supérieures à celles des parties sèches. Le phosphore atteint des valeurs comparables dans le bois (tronc) et les parties sèches (petits rameaux et épinos sèches). Le fer est équivalent dans les parties ligneuses et les parties vertes. Le manganèse ne présente pas de grandes différences entre les différentes parties des espèces considérées.

D'une façon générale la Callune et les Bruyères sont plus riches en calcium que les Ajoncs; par contre, ceux-ci ont des teneurs en azote supérieures à celles des Ericacées.

La répartition des éléments biogènes (minéralomasse) dans les diverses parties des espèces constituant le tapis végétal des principaux types de landes a été calculée en se référant aux poids secs.

Les résultats peuvent être reportés dans des tableaux comparatifs (fig. 5) ou sur des schémas synthétiques (fig. 7).

Les différences de minéralomasse observées d'un type de végétation à un autre tiennent à la composition floristique de ces landes, mais aussi aux caractères du substrat et à la facilité d'absorption des substances minérales par la végétation.

Les incendies ont un rôle important sur l'augmentation de la minéralomasse des landes au cours des premières années de repousse (FORGEARD, 1978).

L'évolution floristique et structurale des communautés végétales après incendie dans les pelouses et landes de Paimpont et dans les landes des Monts d'Arrée a aussi été suivie d'une part le long de lignes permanentes en utilisant la méthode des points

quadrats (F. FORGEARD et J. TOUFFET, 1979), d'autre part dans des carrés permanents où l'on peut évaluer les densités. On peut ainsi suivre qualitativement et quantitativement l'évolution de la végétation.

Le développement de la végétation muscinale est très variable. Dans certains cas la quantité de matière végétale produite est déjà considérable dès la première année (de l'ordre de 3 t/ha, ce qui correspond à la productivité maximale des landes mésophiles) puis elle peut atteindre 8 à 10 t/ha au cours de la seconde année. La consommation et la décomposition de cette matière organique peuvent donc intervenir très tôt et permettre rapidement une réinstallation de la vie animale.

L'étude de la croissance et de la phénologie des principales espèces doit permettre de préciser le cycle de la matière organique et des éléments biogènes dans les principales populations végétales (*Agrostis*, *Molinie*, *Bruyère*, *Ajoncs*) et indirectement dans les communautés de lande.

BIBLIOGRAPHIE

- BARCLAY-ESTRUP (P.) et GIMMINGHAM (C.H.), 1969. — The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I. Vegetational change in relation to the *Calluna* cycle. *J. Ecol.*, **57**, 737-758.
- CHAPMAN (S.B.), 1967. — Nutrient budgets for a dry heath ecosystem in the south of England. *J. Ecol.*, **55**, 677-689.
- CLÉMENT (B.), GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1974. — Aperçu sur les principaux groupements végétaux des landes des Monts d'Arrée. *Bull. Soc. Sc. Bret.*, **49**, 53-62.
- CLÉMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1976. — Biomasse végétale aérienne et productivité des landes des Monts d'Arrée (Bretagne - France). *Oecol. Plant.*, **11**, 345-360.
- CLÉMENT (B.), 1978. — Contribution à l'étude phytoécologique des Monts d'Arrée : organisation et cartographie des biocénoses ; évolution et productivité des landes. *Thèse 3^e cycle*, Université de Rennes, 260 p., 3 cartes h.-d.
- CLÉMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1979. — Influence du substrat sur la productivité primaire d'une lande armoricaine. *C.R. Acad. Sc. Paris*, série D, **288**, 1219-1221.
- CLÉMENT (B.), GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1979. — Une association originale de lande de Bretagne occidentale : l'*Erica cinerea* - *Vaccinium myrtilli*. *Documents phytosociologiques*, N.S.V. (à paraître en 1980).
- CLÉMENT (B.), RIVIÈRE (A.) et TOUFFET (J.), 1979. — Répartition des graines au sol dans les landes incendiées des Monts d'Arrée. Colloque sur l'Ecologie des landes, Rennes, 1979, *Bull. Ecol.*, **11**.
- FORGEARD (F.), 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. *Thèse de 3^e cycle*, Université de Rennes, 246 p.
- FORGEARD (F.) et TOUFFET (J.), 1978. — Etude des premiers stades de développement de l'Ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) lors de la recolonisation d'une lande incendiée. *Botanica Rhedonica*, série A, **16**, 3-16.
- FORGEARD (F.) et TOUFFET (J.), 1979. — Les premières phases de recolonisation végétale après incendie dans les pelouses et les landes de la région de Paimpont (Ille-et-Vilaine). *Bull. Soc. bot. Fr.*, **126**, 473-485.
- FORGEARD (F.), GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1980. — Interception des précipitations et apport au sol d'éléments minéraux par les eaux de pluie et les pluviollessivats dans une hêtraie atlantique et dans quelques peuplements de résineux en Bretagne. *Ann. Sci. forest.*, **37**, 53-71.
- GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1974. — La végétation des landes du Cap Fréhel : étude orientée le long de quelques transects. *Botanica Rhedonica*, série A, **13**, 57-75.
- GLOAGUEN (J.C.), 1977. — Application de quelques méthodes mathématiques à l'étude phytosociologique et écologique des landes bretonnes. *Botanica Rhedonica*, série A, **15**, 11-18 (communication 96^e Congrès A.F.A.S., Rennes, 1977).
- GLOAGUEN (J.C.), TOUFFET (J.) et FORGEARD (F.), 1980. — Vitesse de décomposition et évolution minérale des litières sous climat atlantique. II. Les principales espèces des landes de Bretagne (France). *Oecol. Plant.*, **15**, 257-273.

- GLOAGUEN (J.C.), 1980. — La structure des Bruyères et des Ajoncs du Cap Fréhel (Côtes-du-Nord). Etude pondérale. (Communication Colloque Ecologie des Landes, Rennes, 1979), *Bull. Ecol.*, **11**.
- GUEGUEN (A.), LEFEUVRE (J.C.) et TOUFFET (J.), 1977. — Dynamisme de la végétation et évolution des peuplements orthophérologiques en zones d'incultures. (Communication Congrès A.F.A.S., Rennes, 1977.) *Botanica Rhedonica*, série A, **15**, 43-49.
- JOUGLET (J.P.) et JACQUIER (C.), 1976. — Recherches sur les écosystèmes montagnards. Méthodes d'analyse globale et quantitative. Application : productivité des pâturages de haute altitude. Doc. D.G.R.S.T. 98, C.T.G.R.E.F. Grenoble, 405 p.
- LONG (G.), 1957. — La "3-Step Method". Description sommaire et possibilités d'utilisation pour l'observation permanente de la végétation. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, B, **2**, 35-43.
- LONG (G.), 1958. — Description d'une méthode linéaire pour l'étude de la végétation. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, B, **3**, 107-127.

APPLICATION DE L'ANALYSE DES CORRESPONDANCES ET DE L'INFORMATION MUTUELLE A L'ÉTUDE PHYTOÉCOLOGIQUE DES LANDES DE BRETAGNE (FRANCE)

par Jean-Claude GLOAGUEN

Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Rennes, 35042 Rennes Cédex

RÉSUMÉ

Deux méthodes mathématiques (l'analyse des correspondances et l'information mutuelle) sont utilisées pour tenter de préciser le rôle des facteurs écologiques sur la répartition des espèces des landes en Bretagne.

SUMMARY

Application of the correspondence analysis and of the mutual information to the phytocological study of the heathlands in Brittany (France)

Two mathematical methods (correspondence analysis and mutual information) are used to try to state precisely the influence of the ecological factors on the repartition of the heathland species in Brittany.

INTRODUCTION

Les landes bretonnes ont déjà fait l'objet de nombreux travaux tant phytosociologiques que phytoécologiques. Nous citerons ceux de des ABBAYES (1947 et 1954), DUCHAUFOUR (1948), VANDEN BERGHEM (1958), CORILLION et GEHU (1958), GEHU et GEHU-FRANCK (1960 et 1961), DARIMONT *et al.* (1962), GEHU (1963), GEHU et PLANCHAIS (1965), CORILLION (1965 et 1971), LENORMAND (1966) et, plus récemment, ceux de GLOAGUEN et TOUFFET (1973 et 1974) sur le Cap Fréhel, ceux de CLEMENT *et al.* (1974), GLOAGUEN et TOUFFET (1975), CLEMENT et TOUFFET (1976) et CLEMENT (1978) sur les Monts d'Arrée, ceux de GEHU et GEHU (1975) sur les landes littorales, ceux de FORGEARD (1977) sur les landes de la région de Paimpont et ceux de CLEMENT *et al.* (1978) sur les landes de Lanvaux.

Il est admis depuis longtemps (d'après GEHU, 1975, l'initiateur semble en être RALLET en 1935) que les landes atlantiques peuvent être divisées selon un critère écologique (la plus ou moins grande humidité du substrat) en landes sèches, landes mésophiles et landes humides. Le but de ce travail est de tenter, par l'utilisation de deux méthodes mathématiques (l'analyse des correspondances et l'information mutuelle), de préciser le rôle des facteurs écologiques (et plus spécialement l'eau) sur la répartition des espèces des landes en Bretagne.

ZONE D'ÉTUDE

La Bretagne fait partie du Massif Armoricaïn, région naturelle constituée par un socle volcanosédi-

mentaire désigné sous le nom de Briovérien (reposant lui-même sur le Pentévrien) sur lequel repose le paléozoïque. Les terrains secondaires, tertiaires et quaternaires sont rares et peu développés. Le Sud de la Bretagne est surtout métamorphique alors que les massifs granitiques occupent des surfaces relativement importantes dans le Centre et le Nord. A la suite de l'orogénèse hercynienne, la Bretagne a subi une longue période de pénéplanation troublée au tertiaire par les contrecoups du plissement alpin qui ont été à l'origine de fractures et de légères surrections. Les principaux sommets sont constitués par des grès ou des quartzites; le Signal de Toussaines culmine dans les Monts d'Arrée à 384 m.

Les sols sont souvent de type sol brun, généralement acides, plus ou moins lessivés sur les pentes et gleyifiés dans les dépressions. Des phénomènes de podzolisation peuvent également se manifester, notamment sous les landes et donner naissance à des sols podzoliques ou même à des podzols.

Le climat, de type tempéré océanique, est caractérisé par une température moyenne annuelle comprise entre 11 et 12 °C (LARIVIERE et VERDOU, 1969), de faibles amplitudes thermiques, une humidité atmosphérique élevée, des précipitations annuelles variant de 600-700 mm en Bretagne orientale et littorale à 1500 mm dans les Monts d'Arrée, des vents fréquents et forts de secteur Ouest dominant et une nébulosité relativement importante.

La Bretagne fait partie du sous-secteur phytogéographique armoricain qui dépend du secteur franco-atlantique du domaine atlantique. Les caractères climatiques et floristiques ont permis à des ABBAYES (1951) de diviser ce sous-secteur en quatre districts : Basse-Bretagne, Haute-Bretagne - Bas-Maine, Basse-Normandie et Basse-Loire (fig. 1).

Notre étude se limite aux quatre départements bretons : Finistère, Côtes-du-Nord, Morbihan et Ille-et-Vilaine, c'est-à-dire à la Haute-Bretagne et à la Basse-Bretagne, celle-ci subdivisée en deux sous-districts, intérieur et littoral, ce dernier pouvant être caractérisé par des espèces halophiles, méridionales ou calcicoles, par le développement localement important des landes et par l'absence de bocage

dans les zones exposées (CORILLON, 1971). Les landes à Ericacées et à Ajoncs y sont en régression constante, mais localement elles peuvent encore couvrir des surfaces relativement importantes comme par exemple sur le littoral, dans les Landes de Lanvaux et surtout dans les Monts d'Arrée.

MÉTHODES

425 relevés phyto-écologiques ont été réalisés dans les landes de Bretagne selon les principes et la méthode exposés dans le « Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu » (GODRON *et al.*, 1968).

a) L'INFORMATION MUTUELLE.

L'établissement des profils écologiques et le calcul de l'information apportée par ceux-ci, notamment l'information mutuelle entre une espèce et une variable écologique, ont déjà été exposés en détail par GODRON (1968), GOUNOT (1969), GUILLERM (1969, 1971), GARONNE (1970), DAGET, GODRON et GUILLERM (1972), MARLANGE (1973) et GAUTHIER *et al.* (1977). Nous n'en rappellerons que les aspects principaux.

1) Les profils écologiques.

Une variable (ou facteur) écologique est divisée en un certain nombre de classes; la distribution des fréquences d'une espèce dans ces classes constitue le profil écologique de l'espèce pour cette variable. On distingue :

— les profils bruts :

Ils sont établis à partir des fréquences absolues :

- *Le profil d'ensemble pour une variable* : nombre de relevés effectués dans chaque classe d'une variable.



FIG. 1. — Localisation des zones étudiées dans les districts de Basse-Bretagne et de Haute-Bretagne (Entre parenthèses : nombre de relevés)

• *Le profil des fréquences absolues pour chaque espèce* : nombre de présences (ou d'absences) de l'espèce dans chaque classe d'une variable.

— les profils élaborés :

• *Le profil des fréquences relatives* : nombre de présences de l'espèce, dans chacune des classes de la variable, divisé par le nombre de relevés effectués dans chaque classe; il tient compte du fait que le nombre de relevés peut ne pas être le même dans toutes les classes.

• *Le profil des fréquences corrigées* : fréquence relative des présences de l'espèce, divisée par la fréquence moyenne de la présence de l'espèce dans l'ensemble des relevés; il rend comparables toutes les espèces même si leurs nombres de présences dans

l'ensemble des relevés sont différents (une espèce « indifférente » pour une classe y aura la valeur 1).

• *Le profil écologique indicé* : il est établi à partir du calcul de la probabilité pour qu'une espèce soit sensible à chacun des états (= classes) où peut se trouver une variable écologique; il fait apparaître le degré de signification du nombre de présences de chaque espèce dans chaque état de la variable (GAUTHIER *et al.*, 1977).

2) L'information apportée par un profil écologique.

— *Entropie relative à une variable écologique* :

A partir du profil d'ensemble pour une variable (nombre de relevés effectués dans chaque classe de

cette variable), il est possible de calculer l'entropie de la variable aussi appelée entropie-facteur; elle est directement liée au nombre de classes de la variable et au nombre de relevés effectués dans chaque classe.

L'entropie-facteur maximale correspond à une égale répartition des relevés dans chaque classe de la variable; si ces classes étaient écologiquement parfaites, l'équirépartition serait le mode d'échantillonnage idéal; en fait, on ne sait pas *a priori* si les classes sont judicieusement définies, et on peut seulement dire que l'équirépartition offre les meilleures chances de vérifier la valeur de chaque classe.

Une approximation de la qualité de l'échantillonnage peut ainsi être obtenue par le rapport entropie-facteur/entropie-facteur maximale: plus ce rapport est proche de l'unité, plus les chances d'avoir un bon échantillonnage sont grandes.

— *Information mutuelle entre une espèce et une variable écologique* :

C'est la quantité d'information apportée par une espèce relativement à une variable écologique, estimée à partir des profils écologiques de la présence et de l'absence de l'espèce.

Pour une variable donnée, les espèces peuvent être rangées par valeur d'information mutuelle décroissante: leur rang dans cette ordination caractérise leur « valeur indicatrice » pour cette variable.

De la même façon, pour une espèce donnée, les facteurs écologiques qui jouent un rôle important sur sa distribution, c'est-à-dire les « facteurs actifs », sont caractérisés par une forte information mutuelle.

Notons enfin qu'il est également possible de calculer l'information mutuelle entre deux variables.

b) L'ANALYSE DES CORRESPONDANCES.

Due à CORDIER (1965) et développée par BENZECRI (1973), elle a pour objet la représentation dans un espace à deux ou trois dimensions d'un ensemble de points d'un espace à n dimensions (GUINOCHE, 1973).

Nous avons analysé la matrice espèces-états des variables (élargissement du cas espèces-états d'une variable); ce sont les données floristiques de présence-absence qui ont été utilisées. Un avantage de cette méthode est d'autoriser la mise en correspondance sur un même graphique des deux ensembles de cette matrice, de telle sorte que chaque état ou classe d'une variable écologique est entouré des espèces qui lui sont liées, et chaque espèce des états de variables qui peuvent induire sa présence.

L'association de ces deux méthodes a déjà été réalisée pour des études phytoécologiques par ROMANE (1972), HIERNAUX (1975) et BOTTLIKOVA *et al.* (1976).

RÉSULTATS

Nous avons d'abord effectué l'analyse globale des 425 relevés de landes bretonnes; trois analyses partielles ont suivi :

— la Basse-Bretagne littorale (157 relevés du Cap Fréhel à l'île de Groix),

— la Basse-Bretagne intérieure (131 relevés des Monts d'Arrée),

— la Haute-Bretagne (137 relevés de la région de Paimpont et des Landes de Lanvaux).

a) ANALYSE GLOBALE.

1) *Analyse des correspondances.*

Seules les espèces présentes au moins quatre fois sur les 425 relevés ont été considérées, soit 139 espèces; les variables sont au nombre de 25 (soit 188 états), regroupées en variables biogéographiques, variables liées au régime hydrique, variables liées au type de substrat, variables de la structure de la végétation et variable floristique.

Les participations relatives des axes factoriels à l'inertie du nuage apparaissent sur la figure 2, com-

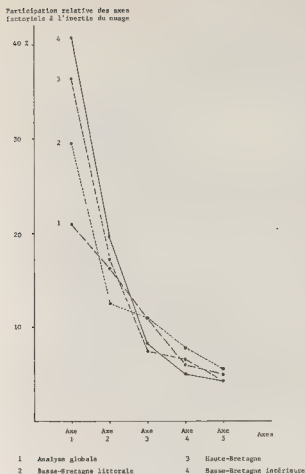


FIG. 2. — Participations relatives des 5 premiers axes factoriels à l'inertie totale du nuage (analyse globale et analyses partielles).

parées à celles des analyses partielles. Le premier axe explique 21 % de l'inertie, les deux premiers 37 % et les cinq premiers, auxquels nous nous sommes limités, 59 %. Remarquons dès à présent que, dans les analyses partielles, le premier axe a une participation relative nettement plus élevée que dans l'analyse globale.

L'interprétation des axes factoriels est basée d'une part sur les participations relatives (1) des variables

(tabl. 1) ou des groupes de variables (fig. 3) à l'inertie expliquée par l'axe et d'autre part sur les contributions relatives de chaque axe à l'inertie de la variable (tabl. 1) ou du groupe de variables (fig. 4) sur les cinq premiers axes.

Dans la figure 3 (comme dans les figures 6, 9 et 12) chaque axe est représenté par un cercle dont la surface est proportionnelle au pourcentage de l'inertie expliquée par cet axe et chaque secteur à la part revenant à chaque groupe de variables; de même, dans la figure 4 (comme dans les figures 7, 10 et 13) chaque groupe de variables est représenté par un cercle dont la surface est proportionnelle à l'inertie de ce groupe.

L'analyse globale (fig. 3 et 4) donne une importance primordiale aux variables biogéographiques : elles interviennent pour 49 % dans les 21 % de l'inertie totale du nuage expliquée par le premier axe, ce qui correspond à 42 % de l'inertie du groupe de variables (41 %) sur les cinq premiers axes. Les variables liées au régime hydrique viennent en seconde position avec 21 % de l'inertie expliquée par le premier axe, soit 39 % de l'inertie du groupe (20 %). Pour le deuxième axe ce sont encore les variables biogéographiques qui ont le rôle le plus important, suivies cette fois par les variables de la structure de la végétation, et notamment la hauteur de la lande (tabl. 1).

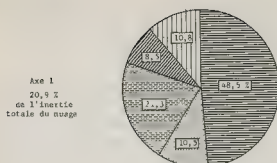
Comment expliquer le rôle prééminent des variables biogéographiques dans l'analyse globale ? Pour tenter de répondre à cette question nous avons fait appel à l'information mutuelle.

2) Information mutuelle.

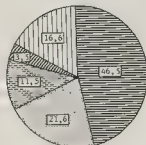
— Information mutuelle et qualité de l'échantillonnage.

Dans le tableau 2, pour l'analyse globale et les analyses partielles, figurent : le nombre de relevés dans lesquels la variable a été prise en considération, l'information mutuelle moyenne pour les cinquante premières espèces (celles qui ont les informations mutuelles les plus élevées) et le rapport de l'entropie-

(1) La participation d'un élément à un axe factoriel est le produit du carré de l'abscisse de cet élément sur l'axe par la fréquence totale de l'élément.



Axe 2
16,2 %



Axe 3
10,8 %



Axe 4
6,0 %



Axe 5
4,9 %

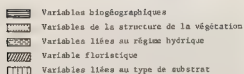
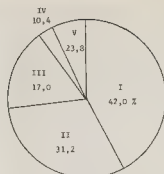


FIG. 3. — Participations des 5 groupes de variables à l'inertie expliquée par chacun des 5 premiers axes factoriels (analyse globale).



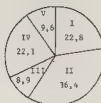
Variables liées au
régime hydrique : 19,7 %



Variables liées au
type de substrat : 16,5 %



Variables de la structure
de la végétation : 16,4 %



Variable floristique : 6,3 %

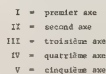
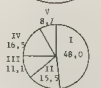


FIG. 4. — Contributions relatives des 5 premiers axes factoriels à l'inertie de chacun des 5 groupes de variables (analyse globale).

TABLEAU 1

Participations et contributions relatives entre les variables et les cinq premiers axes factoriels. Analyse globale (425 relevés)

	Axe 1		Axe 2		Axe 3		Axe 4		Axe 5	
	P	C	P	C	P	C	P	C	P	C
<u>Variables biogéographiques</u>										
Latitude	10,8	40,4	9,8	28,3	9,2	17,8	3,5	3,7	10,9	9,5
Longitude	11,5	45,5	8,3	25,5	7,8	15,9	4,2	4,7	8,8	8,1
Carte au 1 : 50 000	10,2	37,2	10,6	30,0	9,4	17,7	4,1	4,2	12,6	10,7
Localisation géographique	1,2	41,4	8,9	39,4	6,3	18,6	0,1	0,1	0,2	0,2
District phytogéographique	8,6	47,6	8,7	37,2	5,1	14,7	0,1	0,1	0,2	0,3
<u>Variables liées au régime hydrique</u>										
Humidité de la station	6,8	44,1	2,0	10,2	4,3	15,0	9,1	16,7	9,1	13,7
Topographie	4,4	36,1	1,5	9,3	7,8	32,6	6,2	14,4	3,9	7,4
Pente	2,9	40,2	0,8	9,0	4,9	35,0	1,6	6,5	2,8	9,0
Exposition	1,2	26,4	1,2	20,1	2,7	28,3	3,1	18,3	1,3	6,6
Altitude	5,8	38,9	5,9	30,3	6,9	23,6	3,3	6,2	0,5	0,8
<u>Variables liées au type de substrat</u>										
Nature de la roche-mère	3,6	29,3	4,0	25,5	6,5	27,5	4,9	11,5	3,1	5,9
Age de la roche-mère	1,9	16,3	4,6	29,9	7,9	33,9	3,5	8,5	5,7	11,2
Épaisseur de l'horizon humifère	1,0	19,0	2,2	30,9	2,5	23,9	1,8	9,4	3,9	16,5
Épaisseur du sol	0,9	22,5	1,7	30,5	0,8	10,0	3,3	21,7	2,8	15,0
Type de sol	3,2	26,7	4,0	25,6	5,1	21,4	4,6	10,9	7,9	15,1
<u>Variables de la structure de la végétation</u>										
Hauteur de la lande	1,5	17,2	4,3	38,2	3,5	20,9	5,0	16,6	2,6	7,0
Densité de la lande	0,2	12,5	0,5	23,1	0,3	11,5	1,5	24,6	2,0	28,1
Recouvrement du sol nu ou de la litière	0,6	32,2	0,6	24,3	0,2	6,6	2,3	31,8	0,4	4,9
Recouvrement de la strate cryptogamique	2,6	32,7	1,8	17,6	0,6	4,1	6,1	21,1	8,5	24,2
Recouvrement de la strate herbacée	1,5	26,4	1,0	13,2	0,9	7,8	9,2	44,7	1,9	7,7
Recouvrement de la strate ligneuse basse (jusque 1 m)	1,4	25,7	1,3	18,0	1,2	11,4	7,7	39,4	1,2	5,2
Recouvrement de la strate ligneuse moyenne (1 à 2 m)	1,6	28,1	4,0	54,9	0,3	3,3	1,7	8,6	1,1	4,9
Recouvrement de la strate ligneuse assez haute (2 à 4 m)	0,1	2,5	2,1	69,1	0,3	8,0	1,3	16,1	0,4	4,0
Recouvrement de la strate ligneuse haute (plus de 4 m)	0,7	13,4	5,8	79,7	0,2	1,8	0,6	3,0	0,4	1,8
<u>Variable floristique</u>										
Espèce dominante	8,5	48,0	3,5	15,5	3,8	11,1	10,3	16,5	6,6	8,7

facteur obtenue à l'entropie-facteur maximale. Un bon échantillonnage *a priori* se traduit par un nombre de relevés maximum et un rapport proche de l'unité (soit une valeur élevée de l'entropie-facteur). Nous constatons que le district phytogéographique a été le mieux échantillonné, ce qui est tout à fait

logique parce que voulu au départ, ce qui n'était pas le cas pour le recouvrement de la strate herbacée également bien échantillonné. Inversement, les recouvrements des strates ligneuses moyenne, assez haute et haute, ont un rapport très faible parce qu'une classe (recouvrement nul) domine nettement.

TABLEAU 2

Pour les 25 variables, nombre de relevés dans lesquels la variable a été prise en considération (N),
rapport de l'entropie facteur observée à l'entropie facteur maximale (Q)
et information mutuelle moyenne pour les cinquante premières espèces (I.M.).
Les variables utilisées pour les analyses des correspondances partielles sont soulignées

	Analyse globale			Basse-Bretagne littorale			Basse-Bretagne intérieure			Haute-Bretagne		
	N	Q	I.M.	N	Q	I.M.	N	Q	I.M.	N	Q	I.M.
<u>Variables biogéographiques</u>												
Latitude	425	0,920	0,117	157	0,920	0,140	131	0,652	0,031	137	0,868	0,056
Longitude	425	0,951	0,120	157	0,936	0,146	131	0,852	0,061	137	0,920	0,085
Carte au 1 : 50 000	384	0,944	0,134	154	0,945	0,146	131	0,967	0,047	136	0,955	0,047
Localisation géographique	425	0,938	0,079	-	-	-	-	-	-	-	-	-
District phytogéographique	425	0,997	0,072	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>Variables liées au régime hydrique</u>												
Humidité de la station	425	0,852	0,066	157	0,941	0,069	131	0,835	0,098	137	0,832	0,107
Topographie	425	0,834	0,060	156	0,896	0,076	131	0,868	0,122	135	0,851	0,100
Pente	425	0,891	0,044	157	0,845	0,084	131	0,916	0,094	137	0,892	0,073
Exposition	425	0,917	0,035	157	0,894	0,082	131	0,941	0,081	137	0,904	0,076
Altitude	425	0,919	0,073	157	0,738	0,059	131	0,929	0,073	137	0,899	0,058
<u>Variables liées au type de substrat</u>												
Nature de la roche-mère	425	0,856	0,067	157	0,859	0,132	131	0,620	0,044	136	0,921	0,067
Age de la roche-mère	267	0,806	0,090	72	0,835	0,195	121	0,581	0,031	74	0,810	0,066
Épaisseur de l'horizon humifère	121	0,946	0,096	27	0,955	0,100	28	0,976	0,122	66	0,944	0,074
Épaisseur du sol	110	0,954	0,106	26	0,994	0,119	28	0,975	0,231	61	0,941	0,136
Type de sol	209	0,826	0,100	27	0,923	0,151	110	0,838	0,121	67	0,852	0,123
<u>Variables de la structure de la végétation</u>												
Hauteur de la lande	425	0,892	0,050	157	0,894	0,081	131	0,933	0,085	137	0,911	0,056
Densité de la lande	425	0,854	0,019	157	0,953	0,033	131	0,948	0,038	137	0,936	0,041
Recouvrement du sol nu ou de la litière	425	0,684	0,020	157	0,730	0,043	131	0,750	0,025	137	0,739	0,052
Recouvrement de la strate cryptogamique	425	0,876	0,049	157	0,740	0,069	131	0,875	0,069	137	0,923	0,064
Recouvrement de la strate herbacée	425	0,981	0,036	157	0,972	0,052	131	0,949	0,073	137	0,947	0,077
Recouvrement de la strate ligneuse basse (jusque 1 m)	425	0,851	0,037	157	0,784	0,064	131	0,918	0,064	137	0,923	0,059
Recouvrement de la strate ligneuse moyenne (1 à 2 m)	425	0,592	0,037	157	0,534	0,051	131	0,421	0,044	137	0,798	0,060
Recouvrement de la strate ligneuse assez haute (2 à 4 m)	425	0,327	0,018	-	-	-	-	-	-	137	0,534	0,043
Recouvrement de la strate ligneuse haute (plus de 4 m)	425	0,369	0,042	-	-	-	-	-	-	137	0,690	0,067
<u>Variable floristique</u>												
Espèce dominante	384	0,934	0,109	143	0,960	0,146	127	0,919	0,201	133	0,877	0,137

Quant aux informations mutuelles, elles sont d'autant plus élevées que les variables sont des « facteurs actifs ». C'est sur les variables mal échantillonnées mais à forte information mutuelle que l'effort doit être porté pour améliorer l'échantillonnage.

— *Information mutuelle et profils écologiques des fréquences corrigées.*

A titre d'exemple, les profils écologiques des principales espèces ligneuses des landes bretonnes, pour le facteur « humidité de la station » (2), sont présentés sur la figure 5, pour les analyses globale et partielles. *Ulex europaeus* (3) et *Erica cinerea* sont plus fréquentes dans les landes sèches et peu humides, *Erica ciliaris* dans les landes moyennement humides et très humides et *Erica tetralix* dans les landes très humides et saturées d'eau. *Ulex minor*, *Ulex gallii* et *Calluna vulgaris* ont une amplitude plus vaste.

La « valeur indicatrice » d'une espèce pour une variable est d'autant plus forte que l'information mutuelle est plus élevée : dans le tableau 3 apparaissent les quinze espèces les plus sensibles à la variable « humidité de la station » ordonnées selon les informations mutuelles décroissantes et accompagnées de leurs profils des fréquences corrigées. Remarquons seulement l'absence d'*Ulex minor*, *Ulex gallii* et *Calluna vulgaris* dans l'analyse globale et la présence de *Molinia caerulea* et *Pteridium aquilinum*.

— *Information mutuelle et profils écologiques indicés.*

Nous avons vu précédemment que l'analyse des

correspondances globale donnait une importance primordiale aux variables biogéographiques; l'utilisation des profils indicés peut donner un premier élément d'explication. Dans le tableau 4 quelques profils indicés pour la variable « district phytogéographique » sont présentés avec l'information mutuelle des espèces. Bien entendu, *Ulex gallii* dont l'aire correspond au district de Basse-Bretagne, est absent de la Haute-Bretagne, alors que *Ulex minor* ne pénètre pas dans le premier district, mais d'autres espèces sont également significativement plus fréquentes dans l'un ou l'autre. Ces espèces sont relativement nombreuses et peuvent jouer un rôle important dans l'analyse des correspondances quand on sait que le nombre d'espèces dans un relevé phytogéologique de lande est faible : il oscille généralement entre dix et quinze.

Outre leur simplicité de lecture, un autre aspect intéressant des profils indicés apparaît dans le tableau 5 : les espèces sont ordonnées automatiquement selon leur niveau de sensibilité à chacun des états de la variable, ici le facteur « humidité de la station ». Il est reconnu depuis longtemps (des ABBAYES, 1947) que *Erica cinerea*, *E. ciliaris* et *E. tetralix* caractérisent respectivement les landes sèches, mésophiles et humides; ceci se retrouve bien sûr dans le tableau 5; remarquons aussi que *Ulex europaeus* préfère les landes sèches ou peu humides, *Pteridium aquilinum* les landes peu humides ou moyennement humides, *Scorzonera humilis*, *Polypodium serpifolium* et *Dactylorhiza maculata ericetorum* les landes moyennement humides ou très humides. Enfin, *Festuca capillata*, *Dactylis glomerata*, *Jasione montana*, *Galium saxatile*, *Danthonia decumbens*, *Thymus serpyllum*, *Hypochaeris radicata*, *Polypodium vulgare* et *Brachypodium pinnatum* sont plus fréquentes en stations sèches, *Cirsium filipendulum*, *Potentilla tormentilla*, *Frangula alnus* et *Anemone nemorosa* en station mésophile et *Scirpus caespitosus*, *Cirsium dissectum* et *Carex panicea* en stations humides.

(2) Le choix de la classe d'humidité de la station se fait directement sur le terrain, empiriquement, en tenant compte du sol, de la roche-mère, de la topographie, de la pente, de l'exposition.

(3) La nomenclature adoptée est celle de *Flora Europaea* (TUTIN *et al.*, 1964, 1968, 1972 et 1976) pour les Piéridophytes, Gymnospermes et Dicotylédones, celle des Quatre Flores de France (FOURNIER, 1961) pour les Monocotylédones (sauf pour *Festuca ovina trachyphylla*, *Festuca rubra pruinosa* et *Dactylorhiza maculata ericetorum* : in des ABBAYES *et al.*, 1971), celle de AUGIER (1966) pour les Bryophytes et celle de OZIENDA et CLAUZADE (1970) pour les Lichens.

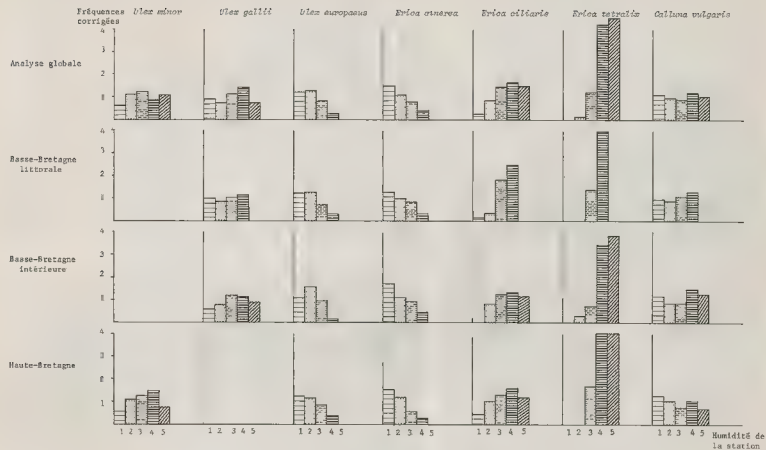


FIG. 5. - Profils des fréquences corrigées des principales espèces ligneuses des landes pour le facteur « humidité de la station »
(1 : sec, 2 : peu humide, 3 : moyennement humide, 4 : très humide, 5 : saturé).

TABLEAU 3

Espèces ordonnées selon leurs informations mutuelles décroissantes pour la variable « humidité de la station » avec leurs profils des fréquences corrigées ($\times 100$)

		Noeuvre de présences	Information mutuelle	Sec	Peu humide	Moyennement humide	Très humide	Saturé
Analyse globale	Profil d'ensemble			110	111	154	42	8
	1 <i>Erica tetralix</i>	88	0,348	0	13	122	496	482
	2 <i>Molinia caerulea</i>	235	0,312	24	74	187	172	180
	3 <i>Erica ciliaris</i>	210	0,300	25	85	143	163	151
	4 <i>Erica cinerea</i>	265	0,182	148	109	80	38	0
	5 <i>Pteridium aquilinum</i>	178	0,115	49	139	130	34	0
	6 <i>Ulex europaeus</i>	216	0,108	126	131	84	23	0
	7 <i>Agrostis vulgaris</i>	91	0,105	191	158	33	22	0
	8 <i>Scirpus caespitosus</i>	24	0,093	0	0	103	548	442
	9 <i>Dicranum scoparium</i>	88	0,091	175	147	40	11	0
	10 <i>Rubus gr. fruticosus</i>	170	0,068	88	141	103	17	31
	11 <i>Sphagnum compactum</i>	15	0,063	0	0	110	337	999
	12 <i>Festuca capillata</i>	31	0,058	274	74	17	32	0
	13 <i>Scorzonera humilis</i>	82	0,056	28	74	141	197	129
	14 <i>Polygala verghyllifolia</i>	75	0,056	36	61	139	229	70
	15 <i>Dactyloctenium aegyptium</i>	51	0,056	15	67	151	238	0
Basse-Bretagne littorale	Profil d'ensemble			55	35	50	17	0
	1 <i>Erica tetralix</i>	27	0,352	0	0	139	513	513
	2 <i>Molinia caerulea</i>	56	0,309	35	24	168	263	263
	3 <i>Erica ciliaris</i>	48	0,266	17	37	183	250	250
	4 <i>Erica cinerea</i>	110	0,161	132	101	85	33	33
	5 <i>Agrostis vulgaris</i>	55	0,127	155	130	45	16	16
	6 <i>Pinus pinaster</i>	26	0,108	92	34	144	319	319
	7 <i>Dactyloctenium aegyptium</i>	55	0,096	140	138	57	16	16
	8 <i>Thymus serpyllum</i>	9	0,091	285	0	0	0	0
	9 <i>Carex panicea</i>	9	0,082	0	0	174	410	410
	10 <i>Dactyloctenium aegyptium</i>	13	0,078	0	69	144	355	355
	11 <i>Brachypodium pinnatum</i>	12	0,070	214	112	27	40	40
	12 <i>Festuca capillata</i>	12	0,069	198	78	27	40	40
	13 <i>Salix repens</i>	8	0,068	0	0	196	346	346
	14 <i>Frangula alnus</i>	11	0,065	0	40	228	167	167
	15 <i>Quercus robur</i>	22	0,063	25	61	185	167	167
Basse-Bretagne intérieure	Profil d'ensemble			16	37	56	19	3
	1 <i>Erica tetralix</i>	34	0,335	0	31	75	344	385
	2 <i>Pteridium aquilinum</i>	69	0,260	59	143	122	0	0
	3 <i>Molinia caerulea</i>	100	0,243	32	77	123	124	130
	4 <i>Erica ciliaris</i>	77	0,219	0	82	127	134	113
	5 <i>Scirpus caespitosus</i>	18	0,201	0	0	77	383	485
	6 <i>Rubus gr. fruticosus</i>	49	0,181	116	173	85	0	0
	7 <i>Erica cinerea</i>	76	0,172	172	111	95	45	0
	8 <i>Dicranum scoparium</i>	27	0,158	303	157	34	25	0
	9 <i>Sphagnum compactum</i>	11	0,149	311	168	33	0	0
	10 <i>Polygala vulgaris</i>	21	0,146	21	85	250	0	0
	11 <i>Vaccinium myrtillus</i>	49	0,135	200	122	90	14	0
	12 <i>Carex filipendulifolia</i>	36	0,127	0	127	142	19	0
	13 <i>Vaccinium myrtillus</i>	34	0,124	240	145	61	20	0
	14 <i>Barthelemya oestragum</i>	7	0,116	0	0	33	393	999
	15 <i>Ulex galii</i>	96	0,115	59	77	121	114	90
Haute-Bretagne	Profil d'ensemble			39	39	48	7	4
	1 <i>Molinia caerulea</i>	79	0,394	17	93	155	173	173
	2 <i>Erica tetralix</i>	27	0,394	0	0	169	507	507
	3 <i>Ulex europaeus</i>	112	0,253	122	116	86	34	0
	4 <i>Erica cinerea</i>	79	0,241	155	120	57	24	0
	5 <i>Potentilla erecta</i>	57	0,195	24	98	135	240	180
	6 <i>Erica ciliaris</i>	85	0,177	45	103	130	161	120
	7 <i>Scorzonera humilis</i>	33	0,162	126	53	164	355	103
	8 <i>Sphagnum caespitosum</i>	89	0,160	156	120	64	109	0
	9 <i>Dicranum scoparium</i>	50	0,153	134	146	45	0	0
	10 <i>Ulex minor</i>	91	0,151	54	108	125	150	75
	11 <i>Agrostis vulgaris</i>	20	0,145	228	122	0	0	0
	12 <i>Pteridium aquilinum</i>	52	0,137	33	135	142	37	0
	13 <i>Cirsium dissectum</i>	12	0,132	0	58	95	813	265
	14 <i>Ulex europaeus</i>	7	0,123	0	0	81	838	978
	15 <i>Cirsium filipendulifolia</i>	11	0,115	0	0	233	355	0

TABLEAU 4

Profils écologiques indicés de quelques espèces pour la variable « district phytogéographique »

	Information mutuelle	Basse- Bretagne intérieure	Basse- Bretagne littorale	Haute- Bretagne
<i>Ulex gallii</i>	0,443	+++	+++	---
<i>Erica ciliaris</i>	0,065	+	---	+++
<i>Molinia caerulea</i>	0,101	+++	---	+
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,091	+++	---	+
<i>Anemone nemorosa</i>	0,085	+++	---	---
<i>Scirpus cespitosus</i>	0,048	+++	---	+
<i>Sacrosana humilis</i>	0,042	+	---	+
<i>Polypodium vulgare</i>	0,039	+++	+	---
<i>Luula silvatica</i>	0,034	+++	---	---
<i>Leucodryum glaucum</i>	0,032	+++	---	---
<i>Carex flitpendulum</i>	0,030	+++	---	---
<i>Erica tetralix</i>	0,028	+++	---	+
<i>Dactylis glomerata</i>	0,210	---	+++	---
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0,075	---	+++	---
<i>Agrostis vulgaris</i>	0,066	---	+++	---
<i>Leucoera periclymenum</i>	0,060	+	+++	---
<i>Viola canina</i>	0,058	---	+++	---
<i>Brachypodium pinnatum</i>	0,049	---	+++	---
<i>Rumex acetosa</i>	0,049	---	+++	---
<i>Teucrium scrodonia</i>	0,045	---	++	---
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0,044	+	+++	---
<i>Holcus latius</i>	0,041	---	+++	---
<i>Festuca capillata</i>	0,039	---	+++	+
<i>Galium mollugo</i>	0,038	+	+++	---
<i>Plantago lanceolata</i>	0,036	---	+++	---
<i>Thymus serpyllum</i>	0,036	---	+++	---
<i>Symethis planifolia</i>	0,033	---	+++	+
<i>Centaurea debeauxii nemoralis</i>	0,025	---	++	---
<i>Ulex minor</i>	0,401	---	---	+++
<i>Ulex europaeus</i>	0,140	---	---	+++
<i>Quercus robur</i>	0,139	---	---	+++
<i>Poa pinaster</i>	0,099	---	---	+++
<i>Agrostis setacea</i>	0,091	+	---	+++
<i>Hypnum cupressiforme ericetorum</i>	0,081	---	---	+++
<i>Poa silvestris</i>	0,075	---	---	+++
<i>Frangula alnus</i>	0,065	+	---	+++
<i>Dicranum scoparium</i>	0,057	+	---	+++
<i>Betula pubescens</i>	0,054	---	---	+++
<i>Ilex aquifolium</i>	0,052	---	---	+++
<i>Lophocolea bidentata</i>	0,044	+	---	+++
<i>Polytrichum formosum</i>	0,042	---	---	+++
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	0,036	+	---	+++
<i>Castanea sativa</i>	0,034	---	+	+++
<i>Danthonia decumbens</i>	0,032	---	+	++
<i>Sphagnum palustre</i>	0,031	---	---	+++
<i>Pyrus communis</i>	0,030	---	---	+++
<i>Galium saxatile</i>	0,028	+	---	+
<i>Asphodelus albus</i>	0,027	---	---	+++
<i>Silene vulgaris maritima</i>	0,028	+	+	---

- +++ Espèce significativement sensible de façon positive au seuil de 1 %
++ Espèce significativement sensible de façon positive au seuil de 1 %
+ Espèce significativement sensible de façon positive au seuil de 5 %
--- Espèce significativement sensible de façon négative au seuil de 1 %
-- Espèce significativement sensible de façon négative au seuil de 1 %
- Espèce significativement sensible de façon négative au seuil de 5 %
. Espèce non significativement sensible (espèce indifférente)

"blanc" Le nombre de relevés est insuffisant pour conclure.

TABLEAU 5

Profils écologiques indicés de quelques espèces pour la variable « humidité de la station »
(Pour la légende voir tableau 4)

	Information mutuelle	Sec	Peu humide	Moyennement humide	Très humide	Saturé
<i>Ulex europaeus</i>	0,108	++	++	-	---	---
<i>Agrostis vulgaris</i>	0,105	+++	+	---	---	---
<i>Dianthus scoparium</i>	0,091	+++	++	---	---	---
<i>Silene vulgaris maritima</i>	0,040	+	+	---	---	---
<i>Erica cinerea</i>	0,182	+++	.	---	---	---
<i>Festuca capillata</i>	0,038	+++	.	---	---	---
<i>Dactylis glomerata</i>	0,048	+++	.	---	-	---
<i>Galium montana</i>	0,045	+++	.	---	---	---
<i>Galium saxatile</i>	0,044	++	.	---	---	---
<i>Danthonia dancubens</i>	0,043	+++	.	.	---	---
<i>Thymus serpyllum</i>	0,042	+++	.	.	---	---
<i>Hypochaeris radicata</i>	0,041	+++	.	---	---	---
<i>Polypodium vulgare</i>	0,033	+	.	---	---	---
<i>Brachypodium pinnatum</i>	0,032	+++	.	---	---	---
<i>Pteridium aquilinum</i>	0,115	---	+++	+++	---	-
<i>Rubus gr. fruticosus</i>	0,068	.	+++	.	---	---
<i>Agrostis estarea</i>	0,051	.	+	.	---	-
<i>Teucrium scorodonia</i>	0,043	.	+	.	---	---
<i>Holcus mollis</i>	0,041	---	+++	.	---	---
<i>Cuscuta epithymum</i>	0,031	.	+	.	-	---
<i>Molinia caerulea</i>	0,312	---	---	+++	+++	+
<i>Erica ciliaris</i>	0,200	---	.	+++	+++	+
<i>Scoroneria humilis</i>	0,056	---	.	++	++	+
<i>Polygala serpyllifolia</i>	0,056	---	.	++	+++	+
<i>Dactylorhiza maculata sriostorum</i>	0,056	---	.	++	++	+
<i>Cirsium filipendulum</i>	0,054	---	.	+++	.	---
<i>Potentilla erecta</i>	0,049	---	.	+++	.	---
<i>Frangula alnus</i>	0,043	---	.	+++	.	---
<i>Anemone nemorosa</i>	0,030	-	.	++	.	---
<i>Erica tetralix</i>	0,348	---	---	.	+++	+++
<i>Sphagnum compactum</i>	0,063	-	-	.	+	+++
<i>Salix repens</i>	0,050	---	.	.	++	++
<i>Juncus silvaticus</i>	0,049	-	.	.	+++	+
<i>Sphagnum inundatum</i>	0,047	-	.	.	+	++
<i>Narthecium ossifragum</i>	0,044	-	.	.	++	+
<i>Sphagnum tenellum</i>	0,038	-	.	.	++	+
<i>Scirpus caespitosus germanicus</i>	0,093	---	---	.	+++	+
<i>Cirsium</i>	0,043	-	.	.	+++	+
<i>Carex panicea</i>	0,038	-	-	.	+	+
<i>Leucobryum glaucum</i>	0,029	-	.	.	+	+
<i>Sphagnum palustre</i>	0,052	-	.	.	+	+++
<i>Drosera rotundifolia</i>	0,038	-	.	.	+	+++
<i>Salix aurita</i>	0,032	-	.	.	+	+
<i>Gentiana anglica</i>	0,029	-	.	.	+	+
<i>Sphagnum acutifolium</i>	0,029	-	.	.	+	++
<i>Aulacomnium palustre</i>	0,021	-	.	.	+	+++

b) ANALYSES PARTIELLES.

1) Choix des variables pour les analyses des correspondances partielles.

Après l'analyse globale des 425 relevés de landes, les calculs d'information mutuelle ont été repris,

avec les mêmes 25 variables, pour les 3 analyses partielles de Basse-Bretagne littorale, Basse-Bretagne intérieure et Haute-Bretagne. Nous avons ainsi pu définir les variables à conserver en fonction d'un certain nombre de critères qui sont :

— pour les analyses globale et partielles d'information mutuelle (tabl. 2) :

- la qualité de l'échantillonnage, d'après le nombre de relevés dans lesquels la variable a été prise en considération et d'après le rapport de l'entropie-facteur observée à l'entropie-facteur maximale,
- l'information mutuelle pour les cinquante premières espèces;

— pour l'analyse des correspondances globale (tabl. 1), les participations relatives des variables à l'inertie expliquée par les premiers axes.

Comme nous étions également limités à 45 classes de variables, nous avons été amenés à choisir, pour les 3 analyses des correspondances partielles, les variables suivantes :

- parmi les variables biogéographiques : la « carte au 1:50 000 », synthèse des variables « latitude » et « longitude »,
- parmi les variables liées au régime hydrique : l'« humidité de la station » et la « topographie »,
- parmi les variables liées au type de substrat : la « nature de la roche mère »,
- et parmi les variables de la structure de la végétation : la « hauteur de la lande », et les « recouvrements de la strate cryptogamique, de la strate herbacée et de la strate ligneuse basse ».

Pour la Basse-Bretagne intérieure, nous avons pu ajouter le « type de sol » et pour la Haute-Bretagne l'« épaisseur du sol ». Enfin, l'« espèce dominante », malgré sa forte information mutuelle et sa participation relative importante à l'inertie expliquée par les premiers axes n'a pas été retenue parce que nous n'avons pas voulu utiliser de variables « synthétiques ».

2) Résultats des analyses partielles.

— L'analyse des correspondances.

Pour les 3 analyses partielles, les classes de variables sont au nombre de 45 et seules les espèces présentes au moins 4 fois dans les relevés de chaque district ont été conservées; ainsi interviennent pour la Basse-Bretagne littorale 89 espèces et 8 variables,

pour la Basse-Bretagne intérieure 66 espèces et 9 variables et pour la Haute-Bretagne 70 espèces et 9 variables.

— Basse-Bretagne littorale :

Le premier axe explique 30 % de l'inertie du nuage, les 2 premiers 42 % et les 5 premiers 66 % (fig. 2 et 6).

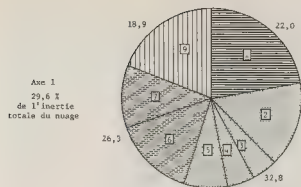
Les variables de la structure de la végétation interviennent pour 33 % avec 16 % pour la « hauteur de la végétation » dans les 30 % de l'inertie totale du nuage expliquée par le premier axe, ce qui correspond à 41 % de l'inertie du groupe de variables (35 %) sur les 5 premiers axes (fig. 6 et 7); suivent les variables liées au régime hydrique (avec 26 %), les variables biogéographiques (avec 22 %) et enfin les variables liées au type de substrat (avec 19 %). Remarquons également (fig. 7), que les inerties de ces 3 derniers groupes de variables, respectivement 23, 21 et 20 %, sont très voisines et que les variables biogéographiques jouent encore un rôle important dans cette analyse (nous y reviendrons lors de l'étude de l'information mutuelle). Enfin (fig. 7), notons que le plan factoriel formé par les deux premiers axes interviennent :

- pour 62 % dans l'inertie expliquée par la structure de la végétation,
- pour 79 % dans l'inertie expliquée par le régime hydrique,
- pour 56 % dans l'inertie expliquée par la biogéographie,
- et pour 56 % dans l'inertie expliquée par la nature du substrat.

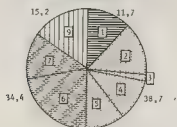
Seul ce plan factoriel est représenté dans la figure 8 où sont mises en correspondance les principales espèces et les 45 classes de variables. Les deux variables les plus importantes sont « l'humidité de la station » et la « hauteur de la lande » (voir interprétation générale fig. 15).

— Basse-Bretagne intérieure :

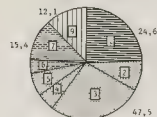
Le premier axe explique 41 % de l'inertie du nuage, les 2 premiers 60 % et les 5 premiers 78 % (fig. 2 et 9).



Axe 2
12,5 %



Axe 3
11,0 %



Axe 4
7,8 %



Axe 5
5,5 %

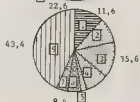
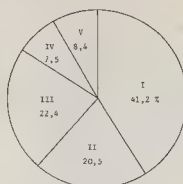
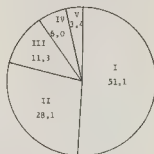


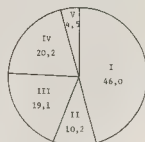
FIG. 6. — Participations des 4 groupes de variables à l'inertie expliquée par chacun des 5 premiers axes factoriels (Basse-Bretagne littorale). Légende : voir fig. 3.



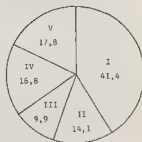
Variables de la structure
de la végétation : 35,4 %
de l'inertie expliquée
par les 5 axes



Variables liées au
régime hydrique : 23,0 %



Variables biogéographiques :
21,4 %



Variables liées au
type de substrat : 20,3 %

FIG. 7. — Contributions relatives des 5 premiers axes factoriels à l'inertie de chacun des 4 groupes de variables (Basse-Bretagne littorale).

Légende fig. 6, 9 et 12 : 1, carte au 1:50 000; 2, hauteur de la lande; 3, recouvrement de la strate cryptogamique; 4, recouvrement de la strate herbacée; 5, recouvrement de la strate ligneuse basse; 6, humidité de la station; 7, topographie; 8, type de sol, 9, nature de la roche-mère; 10, profondeur du sol.

Les variables liées au régime hydrique interviennent pour 34 % dans les 41 % de l'inertie totale du nuage expliquée par le premier axe, ce qui correspond à 58 % de l'inertie du groupe de variables (31 %) sur les 5 premiers axes (fig. 9 et 10); suivent les variables de la structure de la végétation (avec 34 %), les variables liées au type de substrat (avec 27 %) et enfin les variables biogéographiques négligeables (avec 4 %). Quant au deuxième axe (fig. 9), la structure de la végétation y participe pour 45 %, le régime hydrique pour 32 %, le type de substrat pour 20 % et la carte au 1:50 000 pour 4 %. Notons aussi (fig. 10) que le plan factoriel formé par les deux premiers axes intervient :

- pour 72 % dans l'inertie expliquée par la structure de la végétation,
- pour 84 % dans l'inertie expliquée par le régime hydrique,
- et pour 87 % dans l'inertie expliquée par la nature du substrat.

Ce plan factoriel est représenté sur la figure 11. Participent surtout au premier axe l'« humidité de la station », la « topographie » et le « type de sol » alors que les variables de la structure de la végétation interviennent surtout dans le second (voir interprétation générale fig. 15).

— Haute-Bretagne :

Les résultats sont très comparables à ceux de la Basse-Bretagne intérieure. Le premier axe explique 36 % de l'inertie du nuage, les 2 premiers 54 % et les 5 premiers 72 % (fig. 2 et 12).

Les variables liées au régime hydrique interviennent pour 54 % dans les 36 % de l'inertie totale du nuage expliquée par le premier axe, ce qui correspond à 68 % de l'inertie du groupe de variables (40 %) sur les 5 premiers axes (fig. 12 et 13); suivent les variables de la structure de la végétation (avec 30 %), les variables liées au type de substrat (avec 14 %) et enfin les variables biogéographiques négligeables comme en Basse-Bretagne intérieure (avec 2 %). Quant au deuxième axe (fig. 12), la structure de la végétation y participe pour 54 %, le régime hydrique pour 33 %, le type de substrat

pour 13 % et la carte au 1:50 000 pour 1 %. Enfin, (fig. 13), le plan factoriel formé par les deux premiers axes intervient :

- pour 87 % dans l'inertie expliquée par le régime hydrique,
- pour 79 % dans l'inertie expliquée par la structure de la végétation,
- et pour 57 % dans l'inertie expliquée par la nature du substrat.

Ce plan factoriel est représenté sur la figure 14. C'est surtout l'« humidité de la station » et la « topographie » qui participent au premier axe et les variables de la structure de la végétation au second.

Une interprétation générale schématique de ce plan factoriel pour les trois analyses partielles est donnée sur la figure 15. Interviennent d'une part les facteurs écologiques et d'autre part les variables liées à la structure de la végétation. Ces dernières n'apparaissent pas toutes aussi nettement dans les trois analyses partielles, ainsi dans la Basse-Bretagne littorale la « hauteur de la lande » a un rôle prépondérant, dans la Basse-Bretagne intérieure c'est surtout le « recouvrement des strates cryptogamique et herbacée » et en Haute-Bretagne le « recouvrement des strates cryptogamique et ligneuse basse » et aussi la « hauteur de la lande ». Par contre, dans les trois analyses l'« humidité de la station » et la « topographie » sont toujours des facteurs écologiques déterminants.

— L'information mutuelle.

Nous avons déjà vu que les informations mutuelles moyennes pour les 50 premières espèces (tabl. 2) ont été utilisées pour le choix des variables dans les 3 analyses des correspondances partielles. En Bretagne intérieure (Basse-Bretagne comme Haute-Bretagne), l'« humidité de la station » et la « topographie » ont une forte information mutuelle moyenne, alors que celle-ci est très faible pour la « carte au 1:50 000 » et « la nature de la roche mère ». Inversement, pour la Basse-Bretagne littorale, l'information mutuelle pour la « carte » et pour la « nature de la roche mère » est forte alors que pour l'« hu-

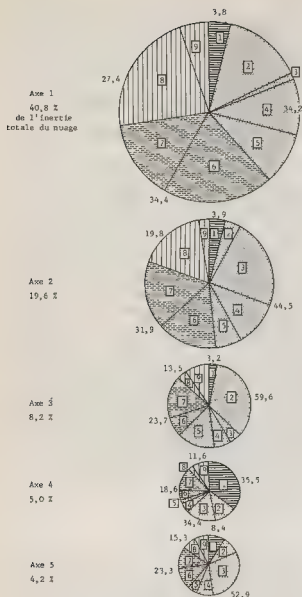


FIG. 9. — Participations des 4 groupes de variables à l'inertie expliquée par chacun des 5 premiers axes factoriels (Basse-Bretagne intérieure). Légende : voir fig. 3 et 6.

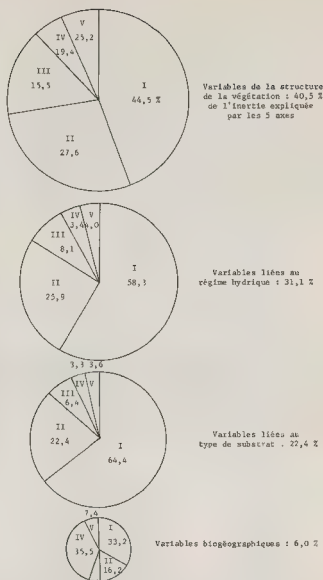


FIG. 10. — Contributions relatives des 5 premiers axes factoriels à l'inertie de chacun des 4 groupes de variables (Basse-Bretagne intérieure).

midité de la station » et la « topographie » elle est plus faible que celle de la « pente » et de l'« exposition ».

Nous rejoignons là le problème posé lors de l'analyse globale et qui avait trouvé un premier élément

d'explication (floristique) avec l'utilisation des profils écologiques indicés : comment expliquer le rôle encore important des variables biogéographiques (la « carte au 1 : 50 000 ») dans l'analyse partielle de Basse-Bretagne littorale ? Un second élément d'ex-

TABLEAU 6

Information mutuelle entre quelques variables dans l'analyse partielle de Basse-Bretagne littorale

	Longitude	Age de la roche mère	Nature de la roche mère	Altitude	Exposition	Topographie
Carte au 1 : 50 000	2,362	1,904	1,803	1,198	0,730	0,681
Longitude		2,133	1,675	1,021	0,683	0,555
Age de la roche mère			1,153	0,999	0,839	0,800
Nature de la roche mère				0,958	0,700	0,556
Altitude					0,314	0,321
Exposition						0,736

Ainsi la variété des cartes traduit-elle une diversité de roches mères avec toutes les conséquences que cela peut entraîner sur la topographie, la pente, l'humidité de la station...; elle traduit aussi des différences d'altitude (côte à falaises ou non, par exemple) et des différences d'exposition évidentes pour les landes littorales de la côte Nord ou de la côte Sud de la Bretagne (exposition qui a aussi avec la pente sa plus forte information mutuelle : 1,355) : la « carte au 1:50 000 » est aussi une variable « synthétique », comme l'« espèce dominante » et à ce titre exige une interprétation très complète.

Rappelons que sur la figure 5 sont présentés les profils des fréquences corrigées des principales espèces ligneuses des landes pour le facteur « humidité de la station » : pour *Ulex europaeus*, *Erica cinerea*, *E. ciliaris*, *E. tetralix* et *Calluna vulgaris*, les analyses partielles et globale sont tout à fait comparables, notons seulement que, dans son aire (la Haute-Bretagne) *Ulex minor* est plus fréquent dans les landes mésophiles et humides tout comme *Ulex gallii*

en Basse-Bretagne intérieure alors que, dans les landes du littoral de Basse-Bretagne, ce dernier Ajonc devient également fréquent dans les landes sèches.

En ce qui concerne la « valeur indicatrice » d'une espèce pour un facteur écologique, nous nous limiterons à la variable « humidité de la station » ; dans le tableau 3, les 15 espèces les plus sensibles sont ordonnées selon les informations mutuelles décroissantes et accompagnées de leurs profils des fréquences corrigées. Ce sont quasiment les mêmes espèces qui apparaissent dans les analyses globale et partielles. A côté des 3 espèces d'*Erica* qui sont parmi les meilleures espèces indicatrices des conditions hydriques de la station ajoutons quelques espèces des stations humides comme *Molinia caerulea*, *Salix repens*, *Scirpus caespitosus*, *Narthecium ossifragum* et *Juncus silvaticus* ou des stations sèches comme *Brachypodium pinnatum*, *Rubus gr. fruticosus*, *Polypodium vulgare*, *Vaccinium myrtillus* et *Agrostis vulgaris*.

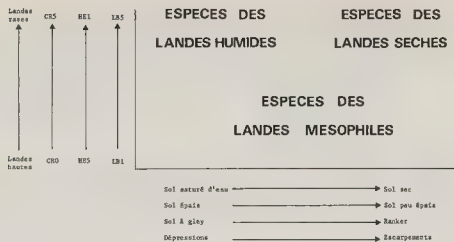


FIG 15 — Interprétation générale schématisée du plan factoriel formé par les deux premiers axes.
Légende : voir fig. 14.

Enfin, pour illustrer la notion de « facteur actif », nous avons reporté sur le tableau 7 les informations mutuelles entre les principales espèces ligneuses des landes et les variables utilisées pour les analyses des correspondances partielles : les facteurs actifs sont caractérisés par une forte information mutuelle. « Carte au 1:50 000 » et « nature de la roche mère » donnent des résultats comparables, de même que l'« humidité de la station » et la « topographie » d'une part et l'« épaisseur du sol » et le « type de sol » d'autre part. *Ulex minor* et *Ulex gallii* qui s'excluent territorialement ont, dans l'analyse globale, une forte information mutuelle avec la « carte au 1:50 000 » la « nature de la roche mère » et aussi, mais d'une façon moins nette, avec les variables pédologiques. Quant aux variables liées au régime hydrique elles jouent un rôle important dans la distribution des Bruyères du genre *Erica* et dans celle des Ajoncs (sauf, comme nous l'avons déjà vu, pour *Ulex gallii* en Basse-Bretagne littorale). *Calluna vulgaris* a par contre très généralement une faible information mutuelle avec les facteurs écologiques alors qu'elle est élevée avec les variables de la structure de la végétation en Basse-Bretagne littorale. Ceci peut s'expliquer, d'une part parce que la

Calluna a une forte amplitude écologique et, d'autre part parce qu'elle caractérise souvent les landes âgées en leur donnant sur le littoral cet aspect caractéristique en coussinets (avec les *Ulex*).

CONCLUSION

Les deux méthodes, l'analyse des correspondances et l'information mutuelle, utilisées ici dans le but de préciser les relations entre les espèces et les conditions du milieu, apparaissent comme nettement complémentaires et donnent des résultats tout à fait concordants. L'analyse des correspondances permet de donner une synthèse de l'ensemble des résultats et de montrer les relations entre les diverses variables et classes de variables alors que l'information mutuelle, plus analytique, fournit plus de détails sur la réaction de chaque espèce vis-à-vis de chaque facteur; autrement dit (ROMANE, 1972), « la méthode multivariable traduit au mieux les résultats construits sur plusieurs variables mais n'arrive pas au degré de précision obtenu avec le profil écologique ».

TABLEAU 7

Information mutuelle entre les principales espèces ligneuses des landes
et les variables utilisées pour les analyses des correspondances partielles

	Carte au 1/50000	Humi- dité de la station	Topo- graphie	Nature de la roche mère	Epais- seur du sol	Type de sol	Hauteur de la lande	Recou- vrement de la strate crypto- gamique	Recou- vrement de la strate herbacée	Recou- vrement de la strate ligneuse basse
Analyse globale										
<i>Ulex minor</i>	0,449	-	-	0,158	-	0,175	-	-	-	0,017
<i>Ulex gallii</i>	0,503	0,030	-	0,117	0,119	0,188	0,069	0,035	0,018	0,026
<i>Ulex europaeus</i>	0,276	0,108	0,054	0,130	-	0,136	0,132	-	-	0,025
<i>Erica cinerea</i>	0,062	0,182	0,132	0,041	0,185	0,150	-	-	0,110	0,065
<i>Erica ciliaris</i>	0,146	0,200	0,115	0,047	0,162	0,113	0,038	0,049	-	0,056
<i>Erica tetralix</i>	0,097	0,348	0,226	0,086	0,209	0,307	0,110	-	0,061	0,070
<i>Calluna vulgaris</i>	-	-	0,032	0,046	-	0,074	-	0,086	0,046	0,081
Basse-Bretagne littorale										
<i>Ulex gallii</i>	-	-	-	0,087	0,091	0,129	0,068	-	0,033	0,046
<i>Ulex europaeus</i>	0,214	0,053	0,107	0,327	0,096	0,201	0,086	0,046	0,036	0,037
<i>Erica cinerea</i>	0,101	0,161	0,122	0,081	0,116	0,027	0,050	0,067	0,099	0,102
<i>Erica ciliaris</i>	0,249	0,266	0,207	0,182	0,154	0,319	0,097	0,043	-	0,068
<i>Erica tetralix</i>	0,256	0,352	0,204	0,192	0,147	0,160	0,068	-	-	0,058
<i>Calluna vulgaris</i>	0,132	-	0,079	0,191	0,231	0,228	0,163	0,144	0,094	0,182
Basse-Bretagne intérieure										
<i>Ulex gallii</i>	0,040	0,115	0,181	-	-	0,071	0,034	0,066	0,092	0,056
<i>Ulex europaeus</i>	0,129	0,100	0,074	0,051	0,262	0,197	0,125	-	0,046	0,069
<i>Erica cinerea</i>	-	0,172	0,171	0,059	0,494	0,129	0,040	-	0,079	0,069
<i>Erica ciliaris</i>	0,047	0,219	0,238	0,061	0,848	0,210	0,057	0,055	0,160	0,092
<i>Erica tetralix</i>	0,048	0,335	0,226	0,077	0,248	0,463	0,159	-	0,120	0,137
<i>Calluna vulgaris</i>	0,026	-	0,109	0,033	-	0,115	-	-	-	0,062
Haute-Bretagne										
<i>Ulex minor</i>	-	0,151	0,064	-	0,140	0,069	-	0,079	0,067	0,035
<i>Ulex europaeus</i>	0,038	0,253	0,155	0,067	0,206	0,205	0,064	-	0,120	-
<i>Erica cinerea</i>	0,028	0,241	0,199	0,057	0,316	0,318	0,034	0,078	0,148	0,052
<i>Erica ciliaris</i>	0,047	0,177	0,106	-	0,131	0,105	0,043	0,079	0,085	0,075
<i>Erica tetralix</i>	0,048	0,394	0,363	0,085	0,262	0,481	0,199	0,040	0,161	0,119
<i>Calluna vulgaris</i>	0,026	0,072	0,068	-	-	-	0,120	0,053	0,034	-

REMERCIEMENTS.

Notre reconnaissance s'adresse à Messieurs TOUFFET et CLÉMENT et à Mademoiselle FORGEARD de Rennes qui ont participé à la réalisation des relevés, à toutes les personnes du Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques de Montpellier qui nous ont permis d'y traiter nos données et tout spécialement à Messieurs GODRON, GUILLERM, LEPART et ROMANE qui ont bien voulu accepter de nous conseiller lors de la rédaction du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBAYES (H. des), 1947. — Compte-rendu de la 75^e Session extraordinaire de la Société botanique de France dans le Finistère, en 1947. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 94, 427-437.
- ABBAYES (H. des), 1951. — Essai sur les limites du sous-secteur phytogéographique armoricain et sa subdivision en districts. 76^e Congrès Soc. Sav., Paris, 249-263.

- ABBAYES (H. des), 1954. — Excursion phytogéographique dans l'Ouest armoricain. *Notices botaniques et itinéraires commentés publiés à l'occasion du 8^e Congrès international de Botanique, Paris-Nice*, 1-9, 18 p.
- ABBAYES (H. des), CLAUSTRÉS (G.), CORILLION (R.) et DUPONT (P.), 1971. — *Flore et végétation du Massif armoricain. I. Flore vasculaire*. Presses Universitaires de Bretagne, Saint-Brieuc, 1 vol., 1227 p.
- AUGIER (J.), 1966. — *Flore des Bryophytes*. Paul Lechevalier, Paris, 1 vol., 702 p.
- BENZECRI (J.P.) et al., 1973. — *L'analyse des données*. Dunod, Paris, 2 vol., 615 et 619 p.
- BOTTLIKOVA (A.), DAGET (Ph.), DRDOS (J.), GUILLERM (J.L.), ROMANE (F.) et RUZICKOVA (H.), 1976. — Quelques résultats obtenus par l'analyse factorielle et les profils écologiques sur des observations phytocologiques recueillies dans la vallée de Liptov (Tchécoslovaquie). *Vegetatio*, 31, 79-91.
- CLÉMENT (B.), 1978. — Contribution à l'étude phytocologique des Monts d'Arrée. Organisation et cartographie des biocénoses. Evolution et productivité des landes. *Thèse 3^e cycle, Rennes*, 238 p.
- CLÉMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1976. — Biomasse végétale aérienne et productivité des landes des Monts d'Arrée (Bretagne, France). *Œcol. Plant.*, 11, 345-360.
- CLÉMENT (B.), GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1974. — Aperçu sur les principaux groupements végétaux des landes des Monts d'Arrée. *Bull. Soc. sci. Bretagne*, 49, 53-62.
- CLÉMENT (B.), FORGEARD (F.), GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1978. — Contribution à l'étude de la végétation des Landes de Lanvaux : les forêts et les landes. *Documents Phytosociologiques*, N. S., 2, 65-87.
- CORDIER (B.), 1965. — Analyse factorielle des correspondances. *Thèse 3^e cycle, Rennes*, 66 p.
- CORILLION (R.), 1965. — Classification des landes du Nord-Ouest de la France. *Bull. Soc. Et. Sc. Anjou*, 5, 95-102.
- CORILLION (R.), 1971. — *Carte de la végétation de la France au 200 000. Notice détaillée des feuilles armoricaines*. Phytogéographie et végétation du Massif armoricain. C.N.R.S., Paris, 1 vol., 197 p.
- CORILLION (R.) et GEHU (J.M.), 1958. — Sur quelques aspects généraux de la végétation de la côte d'Erquy et du Cap Fréhel (Etude préliminaire). *Bull. Lab. Marit. Dinard*, 44, 26-35.
- DAGET (Ph.), GODRON (M.) et GUILLERM (J.L.), 1972. — Profils écologiques et information mutuelle entre espèces et facteur écologiques. In *Basic problems and methods in phytosociology* by E. VAN DER MAAREL and R. TUXEN, Dr. W. Junk, Den Haag, 121-149.
- DARIMONT (F.), DUVIGNEAUD (J.) et LAMBINON (J.), 1962. — Le Massif armoricain. Excursion de la Société Botanique de Liège (13-22 août 1960). *Lejeunia*, N. S., 9, 1-70.
- DUCHAUDOUR (Ph.), 1948. — Recherches écologiques sur la chênaie atlantique française. *Thèse, Montpellier*, 332 p.
- FORGEARD (F.), 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. *Thèse 3^e cycle, Rennes*, 215 p.
- FOURNIER (P.), 1961. — *Les quatre flores de la France*. Paul Lechevalier, Paris, 1 vol., 1106 p.
- GARRONE (B.), 1970. — Sur l'emploi de quelques méthodes statistiques pour l'étude de la sociologie et de l'écologie végétales (application aux formations ligneuses d'un transect allant de Montpellier aux basses Cévennes). *Thèse 3^e cycle, Montpellier*, 131 p.
- GAUTHIER (B.), GODRON (M.), HIERNAUX (P.) et LEPART (J.), 1977. — Un type complémentaire de profil écologique : le profil écologique « indicé ». *Can. J. Bot.*, 55, 2859-2865.
- GEHU (J.M.), 1963. — L'excursion dans le Nord et l'Ouest de la France de la Société Internationale de Phytosociologie. *Bull. Soc. bot. N. Fr.*, 16, 105-189.
- GEHU (J.M.), 1975. — Essai pour un système de classification phytosociologique des landes atlantiques françaises. In *Colloques Phytosociologiques, II. La végétation des landes d'Europe occidentale*, Lille, 1973, par J.M. GEHU, J. Cramer, Vaduz, 361-377.
- GEHU (J.M.) et GEHU-FRANCK (J.), 1960-1961. — L'évolution du sol et de la végétation, après incendie, dans une lande bretonne. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, 46, 42-77 et 47, 8-18.
- GEHU (J.M.) et GEHU (J.), 1975. — Apport à la connaissance phytosociologique des landes littorales de Bretagne. In *Colloques Phytosociologiques, II. La végétation des landes d'Europe occidentale*, Lille, 1973, par J.M. GEHU, J. Cramer, Vaduz, 193-212.
- GEHU (J.M.) et PLANCHAIS (N.), 1965. — Evolution de la végétation de quelques landes littorales bretonnes, d'après l'analyse pollinique des sols. *Pollen et Spores*, 7, 339-360.
- GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1973. — La biomasse végétale aérienne et la répartition des éléments biogènes essentiels dans quelques types de landes littorales armoricaines. *C.R. Acad. Sc. Paris, Série D*, 277, 505-508.

- GLOAGUEN (J.-C.) et TOUFFET (J.), 1974. — La végétation des landes du Cap Fréhel : étude orientée le long de quelques transects. *Botanica Rhedonica*, série A, 13, 57-75.
- GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1975. — La végétation des landes des Monts d'Arrée. In *Colloques Phytosociologiques. II. La végétation des landes d'Europe occidentale*, Lille, 1973, par J.M. GEHU, J. Cramer, Vaduz, 225-236.
- GODRON (M.), 1968. — Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale (recouvrement, information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques, échantillonnage). *Æcol. Plant.*, 3, 185-212.
- GODRON (M.) et al., 1968. — *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu*. C.N.R.S., Paris, 1 vol., 292 p.
- GOUNOT (M.), 1969. — *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris, 1 vol., 314 p.
- GUILLERM (J.L.), 1969. — Relations entre la végétation spontanée et le milieu dans les terres cultivées du Bas-Languedoc. *Thèse 3^e cycle, Montpellier*, 155 p.
- GUILLERM (J.L.), 1971. — Calcul de l'information fournie par un profil écologique et valeur indicatrice des espèces. *Æcol. Plant.*, 6, 209-225.
- GUINOCHE (M.), 1973. — *Phytosociologie*. Masson et Cie, Paris, 1 vol., 227 p.
- HIERNAUX (P.), 1975. — Etude phyto-écologique des savanes du pays Baoulé méridional (Côte d'Ivoire centrale). *Thèse docteur-ingénieur, Montpellier*, 206 p.
- LARIVIÈRE (G.) et VERDOU (J.P.), 1969. — Contribution à l'étude du climat de la Bretagne. *Monographies de la Météorologie nationale, Paris*, 73, 72 p.
- LENORMAND (M.), 1966. — Phytosociologie et phyto-écologie des landes entre Laniscat et Gouarec (Côtes-du-Nord). *Botanica Rhedonica*, série A, 2, 1-35.
- MARLANGE (M.), 1973. — Ordination et groupement des profils écologiques. *Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques, Montpellier. Recueil de méthodes phytoécologiques*, 3, 18 p.
- OZENDA (P.) et CLAUZADE (G.), 1970. — *Les Lichens. Etude biologique et flore illustrée*. Masson, Paris, 1 vol., 801 p.
- ROMANE (F.), 1972. — Application à la phytoécologie de quelques méthodes d'analyse multivariable. Discussion sur des exemples pris dans les Basses-Cévennes et les garrigues occidentales. *Thèse docteur-ingénieur, Montpellier*, 124 p.
- TUTIN (T.G.), HEYWOOD (V.H.), BURGESS (N.A.), MOORE (D.M.), VALENTINE (D.H.), WALTERS (S.M.) et WEBB (D.A.), 1964, 1968, 1972, 1976. — *Flora Europaea*. University Press, Cambridge, 464, 455, 370 et 505 p.
- VANDEN BERGHE (C.), 1958. — Etude sur la végétation des dunes et des landes de la Bretagne. *Vegétatio*, 8, 193-208.

NOTICE EXPLICATIVE DES CARTES DE VÉGÉTATION DES LANDES DU CAP FRÉHEL (COTES-DU-NORD)

par Françoise FORGEARD, Jean-Claude GLOAGUEN et Jean TOUFFET

Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Rennes, 35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

Douze unités de végétation sont décrites et cartographiées dans les landes du Cap Fréhel. Quatre cartes synthétiques sont également présentées : une carte de la physiognomie de la végétation, une carte des associations végétales, une carte de la hauteur et de la biomasse végétale aérienne et une carte des degrés de stabilité de la végétation.

SUMMARY

*Explicative notice of the vegetation maps
of the heathlands at Cap Fréhel
(Côtes-du-Nord, France)*

Twelve vegetation units are described and mapped in the heathlands at Cap Fréhel. Four synthetical maps are also presented : a map of vegetation physiognomy a map of the plant associations, a map of the height and of the aerial plant biomass and a map of the stability degrees of the vegetation.

I. — LA CARTE DE VÉGÉTATION DES LANDES DU CAP FRÉHEL

Les unités de végétation cartographiées ont été principalement définies à partir de transects réalisés dans les landes du plateau du Cap Fréhel (GLOAGUEN et TOUFFET, 1974) : ceux-ci permettant de définir un certain nombre d'unités de végétation caractérisées par leur composition floristique, leur physiognomie, leur biomasse, leur structure (recouvrement, hauteur : lande rase, jusqu'à 40 cm; lande moyenne, de 40 cm à 1 m; lande haute, au-dessus de 1 m) et aussi leurs caractères écologiques (en particulier l'état hydrique du sol).

Pour les nécessités de la cartographie, ces unités sont représentées individuellement ou réunies en ensembles plus vastes.

Nous avons distingué :

1. PELOUSE RASE.

La végétation de l'extrême pointe du Cap Fréhel, très touristique, est une pelouse rase rudéralisée à *Plantago coronopus*, avec quelques taches de pelouse plus haute à *Dactylis glomerata*, passant localement à une lande sèche à *Ulex gallii*, *Erica cinerea*, *Calluna vulgaris*.

2. PELOUSE-LANDE.

Essentiellement localisées au sommet des falaises de la côte Nord-Ouest du Cap Fréhel, ces pelouses-landes sont de composition floristique très variable; soit à *Festuca rubra pruinosa*, soit à *Dactylis glomerata*, soit à *Brachypodium pinnatum*, avec quelques touffes d'Ajoncs et de Bruyères (*Erica cinerea* et *Calluna vulgaris* notamment).

3. LANDE HAUTE A AJONC.

Sur les filons de dolérite, la lande, exubérante (hauteur supérieure à 1 m) est très dense et difficilement pénétrable; sa biomasse atteint 40-45 t/ha (GLOAGUEN et TOUFFET, 1973). Elle se développe sur un sol brun, relativement riche en bases en profondeur. Les Ajoncs ont un recouvrement de 100 %; il s'agit, soit de l'*Ulex europaeus* à floraison vernale, soit de l'*Ulex gallii* ou de l'hybride à floraison estivale et automnale.

Plusieurs unités de végétation ont été regroupées dans cet ensemble :

3 a) La lande sèche; lande à *Ulex europaeus* ou *Ulex europaeus* x *U. gallii* et *Erica cinerea*.

Elle occupe les positions les plus élevées sur les filons de dolérite, sur sol brun sec. Le *Brachypode* penné (*Brachypodium pinnatum*) accompagne très souvent la Bruyère cendrée (*Erica cinerea*) dans ces peuplements d'Ajoncs (soit l'Ajonc d'Europe, soit l'hybride).

Deux faciès de ce type de lande peuvent également être observés;

3a1 : le faciès à *Peucedanum officinale* : il est caractérisé par cette intéressante Ombellifère, strictement localisée aux filons de dolérite sur lesquels elle peut être en grande abondance.

3a2 : le faciès à *Rubus* gr. *fruticosus* : les Ronces envahissent parfois la lande haute à Ajonc, la

rendant encore plus impénétrable. Ce type de végétation semble se développer plus particulièrement dans les zones ayant subi la pression humaine (autour des blockhaus par exemple). L'apparition de *Prunus spinosa* dans cette lande montre l'évolution possible de la lande haute à *Ulex* vers un stade préforestier.

3b) La lande mésophile; lande à *Ulex europaeus* x *U. gallii* et *Erica ciliaris*.

Lorsque les filons de dolérite occupent des dépressions et se retrouvent ainsi quasiment au même niveau que les grès, la lande sèche fait place à une lande plus mésophile caractérisée par la présence d'*Erica ciliaris*. Cette lande, sur sol brun plus humide, peut atteindre 2 mètres de haut et parfois plus; de forme souvent linéaire, en bordure des filons, elle abrite alors au centre de ceux-ci, soit une ptéridaie, soit une saulaie, soit même les deux.

4. LANDE SÈCHE RASE À CALLUNE.

Sur grès, la lande sèche (à *Ulex gallii*, *Erica cinerea* et *Calluna vulgaris*) est bien moins exubérante (biomasse de 15 à 20 t/ha), sa hauteur dépasse rarement 40 cm. Elle est localisée en sommet de versant, de part et d'autre des filons de dolérite; cependant, elle est plus fréquente sur les versants exposés au vent de noroît (nord-ouest) : une humidité atmosphérique relativement importante favoriserait l'installation de la Callune. Dans ces landes rases, sur ranker sec, l'Ajonc et les Bruyères (et surtout la Callune) ont tendance à former des coussinets en réaction à la violence des vents, ces coussinets pouvant être espacés (lande ouverte avec plus ou moins de sol nu) ou contigus (lande fermée rase mais très dense).

5. LANDE SÈCHE RASE SANS CALLUNE.

Occupant la même position topographique que la précédente, sur même type de sol, de même hauteur,

elle en diffère par l'absence de *Calluna*, ce qui est suffisant pour lui donner une autre physionomie. Sa localisation est également différente; elle est plus fréquente dans les zones abritées des vents de noroît : *Erica cinerea* est plus xérophile que *Calluna vulgaris*, dont l'amplitude écologique est effectivement très grande, puisqu'elle se retrouve de la lande sèche à la lande tourbeuse. Cette lande rase (à *Ulex gallii* et *Erica cinerea*), tout comme la précédente, est brusquement limitée en sommet de versant par la lande haute à Ajonc alors que vers le bas de versant elle passe progressivement à la lande mésophile.

6. LANDE MÉSOPHILE.

Caractérisée par *Erica ciliaris*, la lande mésophile a un aspect très variable selon son âge; alors que la lande sèche dépasse rarement 40 cm de hauteur, elle peut atteindre 70-80 cm. Les landes du Cap Fréhel étant incendiées de temps en temps et en divers endroits, nous pouvons y observer des landes mésophiles depuis 10 cm jusqu'à 80 cm de haut. La végétation se ferme progressivement et dans une lande âgée elle devient très dense et très régulière, les coussinets n'étant plus visibles. Développée sur ranker humide ou sur sol à pseudogley, la lande mésophile a une biomasse variable selon l'importance relative des deux espèces dominantes (*Erica ciliaris* et *Ulex gallii*) : quand il y a peu d'*Ulex gallii* la biomasse atteint 25 à 30 t/ha alors qu'elle peut approcher les 50 t/ha quand celui-ci est abondant, ce qui est plus rare (de plus la présence d'Ajonc augmente la richesse de la lande en azote). La couche de litière est aussi très épaisse, sa biomasse varie de 20 t/ha à 35 t/ha. La floraison simultanée de ces deux espèces, *Erica ciliaris* et *Ulex gallii*, vers la fin de l'été et le début de l'automne, donne à la lande mésophile une physionomie bien particulière; très répandue au Cap Fréhel, elle lui imprime au cours de cette période toute sa beauté, véritable symphonie de jaune et de rose-violet.

6 f) Dans les faciès plus humides, la Molinie (*Molinia caerulea*) peut jouer un rôle physionomique

important et même dominer la Bruyère et l'Ajonc : la lande prend alors un aspect herbacé, vert pendant la période végétative et blanchâtre en hiver. Ce type de lande, rare au Cap Fréhel, est très répandu dans les landes armoricaines et notamment dans les Monts d'Arrée (Finistère).

7. LANDE MÉSO-HYGROPHILE.

Dans les dépressions et sur certains versants en pente douce, toujours sur grès, généralement sur sol à pseudogley, ou plus rarement sur ranker humide, la lande méso-hygrophile rase apparaît; elle est beaucoup moins dense et exubérante que la lande mésophile voisine. Sa structure est très particulière : c'est une véritable mosaïque de coussinets installés sur des microreliefs, et de surfaces nues dans les micro-dépressions formant un réseau irrégulier à la surface du sol. Les coussinets sont essentiellement constitués par *Ulex gallii* et *Erica ciliaris*; *Erica tetralix* est fréquente, surtout sur leurs pourtours, *Erica cinerea* et *Calluna vulgaris* peuvent également être observées, surtout en leurs centres, dans la partie la plus élevée, autrement dit la plus sèche. Enfin, entre les Bruyères et l'Ajonc, la Molinie est toujours présente et généralement abondante. Dans les microdépressions dénudées quelques espèces sont également installées, en pieds isolés, notamment *Molinia caerulea*, *Carex panicea*, *Simethis planifolia*, *Anagallis tenella*, *Pinguicula lusitanica*. Les proportions relatives de coussinets et de surfaces nues sont variables, ainsi que la hauteur de la végétation (de 10 à 40 cm); d'une manière générale il s'agit d'une végétation ouverte et rase, paraissant relativement stable, de faible productivité (la sécheresse du sol en surface pendant l'été pourrait expliquer cette lenteur de la croissance).

8. LANDE HUMIDE À MOLINIE.

Dans les vallons, lorsque l'humidité devient plus forte, la Molinie joue un rôle de plus en plus impor-

tant et donne à la lande humide un aspect herbacé. Cette lande se développe sur un sol à pseudogley ou à gley; *Ulex gallii* y est rare, *Erica ciliaris* et surtout *Erica tetralix* peuvent être abondantes. Elle se distingue facilement de la lande méso-hygrophile par sa structure : le recouvrement est ici de 100 %, les coussinets sont absents, la structure devient uniforme.

8 f) Nous pouvons distinguer un faciès à *Erica tetralix* et *Molinia caerulea* : une trop grande humidité ou une immersion temporaire trop longue se manifeste par la disparition d'*Erica ciliaris*. La Molinie devient alors nettement dominante et la lande prend l'aspect de prairie; le passage d'un type physiognomique à l'autre se fait d'ailleurs très progressivement et il est difficile de préciser la limite : nous avons gardé le terme de lande à cause de la présence de quelques touffes d'*Erica tetralix*, réservant celui de prairie pour des formations végétales herbacées. Cependant, dans quelques cas, mais sur de très petites surfaces, il est possible de distinguer une véritable prairie à Molinie.

9. LANDE TOURBEUSE À SPHAIGNES.

La présence de Sphaignes permet de distinguer la lande tourbeuse de la lande humide. Ce type de lande occupe au Cap Fréhel une surface relativement faible, limitée aux vallons inondés pendant une grande partie de l'année. La Molinie joue un rôle très important dans la physiognomie de ces landes tourbeuses qui prennent souvent un aspect de prairie. Comme plantes ligneuses, seules *Erica ciliaris* et surtout *Erica tetralix* sont bien représentées : la biomasse de ces landes (entre 15 et 20 t/ha) est d'autant plus faible que la Molinie devient plus abondante. Elles reposent en général sur des sols hydromorphes à gley, sur les grès de Fréhel.

9 f1) Comme dans la lande humide à Molinie, nous pouvons également distinguer un faciès à *Erica tetralix* et *Molinia caerulea* : dans ce milieu tourbeux

très oligotrophe seule *Erica tetralix* se maintient; la physiognomie de la végétation dépend dans ce cas de la dominance relative de cette espèce face à la Molinie.

9 f2) Enfin un dernier faciès (à Sphaignes et Molinie) peut aussi être observé, pour lequel le problème de dénomination se retrouve : malgré sa physiognomie herbacée nous lui avons donné le nom de lande à cause de la présence (très générale) de quelques pieds d'*Erica tetralix* ou même parfois d'*Erica ciliaris*.

10. PTÉRIDAIE.

Les ptéridaies (formations végétales très paucispécifiques dont la physiognomie est uniquement due à *Pteridium aquilinum*) occupent deux positions privilégiées dans les landes du Cap Fréhel : au sommet des filons ou dans les dépressions mais quasiment toujours sur dolérite. Dans le premier cas la présence de la Fougère fait suite à des incendies qui ont favorisé cette plante à rhizome; dans le second cas son abondance peut s'expliquer par la relative humidité du substrat (sol brun plus profond et plus humide). Ces fougères sont progressivement envahies, soit par les Ajoncs en sommet de filons (ces zones intermédiaires ont été cartographiées comme ptéridaies), soit par le Chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum*) dans les dépressions : ce qui montre l'instabilité de ces formations et leur tendance évolutive vers un stade préforestier (il faut d'ailleurs noter que les ptéridaies résultant d'un incendie sont les moins stables).

D'autre part, la Fougère peut également être présente sur grès dans la lande mésophile, mais alors que les frondes sont généralement bien développées sur dolérite (2 mètres et même plus), leur taille ne dépasse pas ici 1 mètre et est très souvent inférieure à 50 cm. Néanmoins, en pleine période végétative, elle donne sa physiognomie à ce type de lande, relativement peu répandu au Cap Fréhel.

11. FOURRÉ À PRUNELLIER.

Sur sols bruns plus profonds et sur certains talus quelques rares fourrés à Prunellier (*Prunus spinosa*) peuvent être observés : impénétrables, de 2 à 4 mètres de hauteur, ils représentent un stade préforestier correspondant à un subclimax local (dont la stabilité relative est vraisemblablement due à l'action du vent) qu'il est sans doute possible de généraliser à l'ensemble des zones littorales armoricaines non abritées, exposées aux vents du large.

12. SAULAIE.

Les seules formations arborescentes bien représentées dans les landes même du Cap Fréhel sont les saulaies; elles peuvent occuper deux positions : soit sur les filons de dolérite lorsque ceux-ci sont dans des dépressions relativement humides, soit sur grès au contact des filons (du côté sommet de versant), là où l'eau s'accumule. Ces saules (*Salix atrocinerea*) peuvent atteindre 5 à 6 mètres de haut et forment des peuplements très paucispécifiques. Dans la végétation des landes du Cap Fréhel, c'est le stade préforestier le plus évolué, installé dans des zones relativement abritées.

Pour représenter les mélanges de deux unités de végétation les couleurs correspondant à celles-ci sont disposées en bandes verticales alternées.

D'autre part, les landes de falaise, qui forment un liseré autour du Cap, n'ont pas été cartographiées.

Enfin, près de la pointe du Cap Fréhel, il faut noter la présence d'une Ericacée méditerranéo-atlantique, approchant là de sa limite Nord : *Erica scoparia*.

En conclusion, cette carte des landes du Cap Fréhel permet de mettre en évidence les grands types de végétation qui sont en étroites relations

avec les caractères géologiques, topographiques et pédologiques, et en particulier avec l'état hydrique du sol.

Notamment, l'opposition est très nette entre la lande haute à Ajoncs, très exubérante, sur les filons de dolérite, et les landes rases à Bruyères et *Ulex gallii* sur les grès de Fréhel (le taux de saturation du complexe absorbant est en général nettement plus élevé en profondeur dans les sols bruns sur dolérite que dans les rankers ou dans les sols hydromorphes à pseudogley ou à gley sur grès).

Il est aussi remarquable de noter la présence d'une lande méso-hygrophile sur des versants en pente douce, alors que dans certains vallons, sous cette lande, s'installe une lande mésophile sur un sol mieux drainé.

Cette carte va également servir de base à l'établissement de documents plus synthétiques (carte de la physionomie, carte des associations végétales, carte de la hauteur et de la biomasse végétale aérienne, carte de la stabilité de la végétation) qui doivent permettre une étude intégrée plus approfondie des landes du Cap Fréhel.

II. — LES CARTES SYNTHÉTIQUES

1. CARTE DE LA PHYSIONOMIE DE LA VÉGÉTATION.

La carte de la physionomie de la végétation, non seulement nous renseigne sur l'intérêt esthétique et touristique des différents types de végétation mais elle est aussi intéressante à d'autres points de vue, en particulier pour essayer d'établir les relations avec, d'une part la croissance des végétaux et leurs périodes de floraison et, d'autre part avec les cycles de développement de certains insectes et de mieux connaître la faune inféodée plus spécialement aux Ajoncs, aux Bruyères ou aux Graminées.

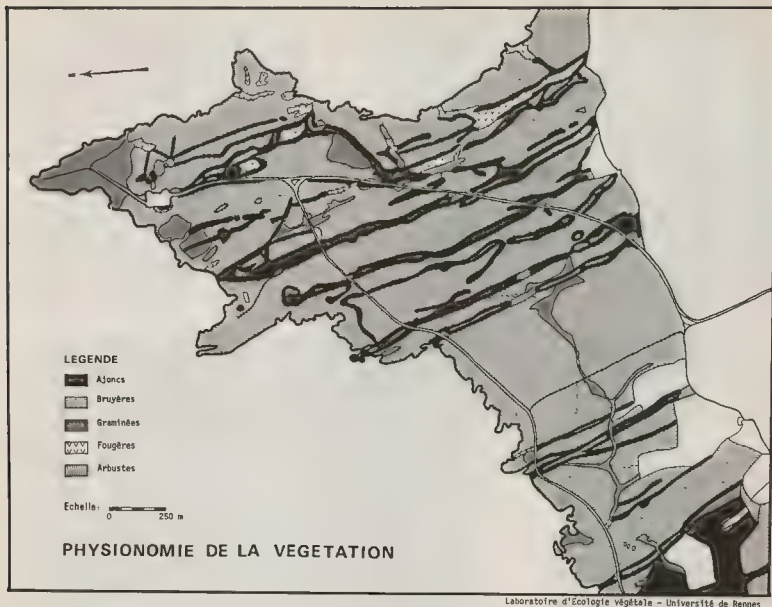


FIGURE 1

2. CARTE DES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES.

L'étude phytosociologique des landes à Bruyères et à Ajoncs du plateau du Cap Fréhel nous a permis d'y reconnaître cinq associations :

a) *L'Ulico-Prunetum spinosae* Géhu et Délélis 1972.

La première association décrite peut être rapprochée de *l'Ulico-Prunetum spinosae* Géhu et Délélis 1972 : elle correspond à la lande haute à *Ulex europaeus* (hauteur supérieure à 1 m), qui se trouve principalement sur les filons de dolérite.

Le cortège floristique accompagnant *l'Ulex europaeus* (et notamment *Pteridium aquilinum* et *Rubus gr. fruticosus*) indique une évolution possible vers un stade préforestier : cette association appartient donc à l'ordre des *Prunetalia spinosae* Tx. 1952 et non à celui des *Ulicetalia minoris* (Duvigneaud 1944) Géhu 1973.

b) *L'Ulici gallii - Ericetum cinereae* (Lenormand 1966) Gloaguen et Touffet 1973.

Cette association correspond dans ses grandes lignes au *Calluneto-Ericetum cinereae* de LEMÉE (1937) ou à *l'Uliceto-Ericetum cinereae* décrit par LENORMAND (1966).

C'est une lande sèche rase (hauteur 20-50 cm) localisée surtout en sommet de versant et à mi-pente de part et d'autre des filons de dolérite : elle est limitée assez nettement dans sa partie supérieure par *l'Ulico-Prunetum spinosae*, alors qu'elle passe progressivement à l'association suivante dans sa partie inférieure.

c) *L'Ulici gallii - Ericetum ciliaris* Vanden Berghen 1958 cm. Gloaguen et Touffet 1973.

Voisine de *l'Uliceto-Ericetum ciliaris* décrite par LENORMAND (1966) et s'apparentant à l'association

à *Molinia* et *Erica ciliaris* citée par VANDEN BERGHEM (1958) dans le Finistère, elle correspond à une lande mésophile assez dense et plus haute que la précédente (30-70 cm) située en général en bas de versant où elle passe souvent à *l'Ulici gallii-Ericetum tetralicis*, mais aussi à mi-pente sur des microreliefs (10-20 cm) entre lesquels les dépressions sont bordées par cette dernière association.

d) *L'Ulici gallii - Ericetum tetralicis* Vanden Berghen 1958 cm. Gloaguen et Touffet 1973.

Cette association se rattache à *l'Ericetum tetralicis* Jonas 1935, mais seulement en partie car elle est dépourvue de Sphaignes; elle correspond également à une variante euatlantique à *Ulex gallii* du *Tetraliceto-Ulicetum nani* de LEMÉE (1937) ou de *l'Uliceto-Ericetum tetralicis* de LENORMAND (1966). C'est une lande humide de hauteur très variable (10 à 50 cm) qui se distingue nettement de la lande tourbeuse par l'absence des Sphaignes.

Ces trois dernières associations (*Ulici gallii - Ericetum cinereae*, *Ulici gallii - Ericetum ciliaris* et *Ulici gallii - Ericetum tetralicis* développées sur les grès de Fréhel, ont également en commun un certain nombre d'espèces comme *Ulex gallii*, *Calluna vulgaris* et *Potentilla tormentilla* : ceci permet de les placer dans l'ordre des *Ulicetalia minoris*.

e) *Le Tetraliceto-Sphagnetum* Allorge 1925.

La dernière association décrite s'apparente au *Tetraliceto-Sphagnetum* Lemée 1937 et à *l'Ericetum tetralicis* Jonas 1935 (pro parte, *sphagnetosum*). Cette association est peu représentée dans les landes du Cap Fréhel où elle n'occupe que des dépressions envahies par l'eau l'hiver et pratiquement asséchées l'été (sur les grès de Fréhel). La présence de certaines plantes comme *Cirsium anglicum*, *Gentiana pneumonanthe*, mais surtout de diverses espèces de

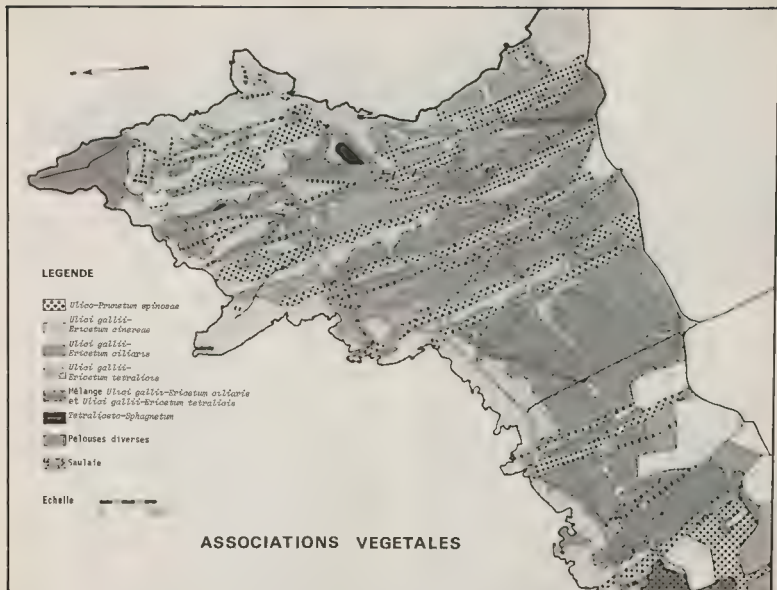
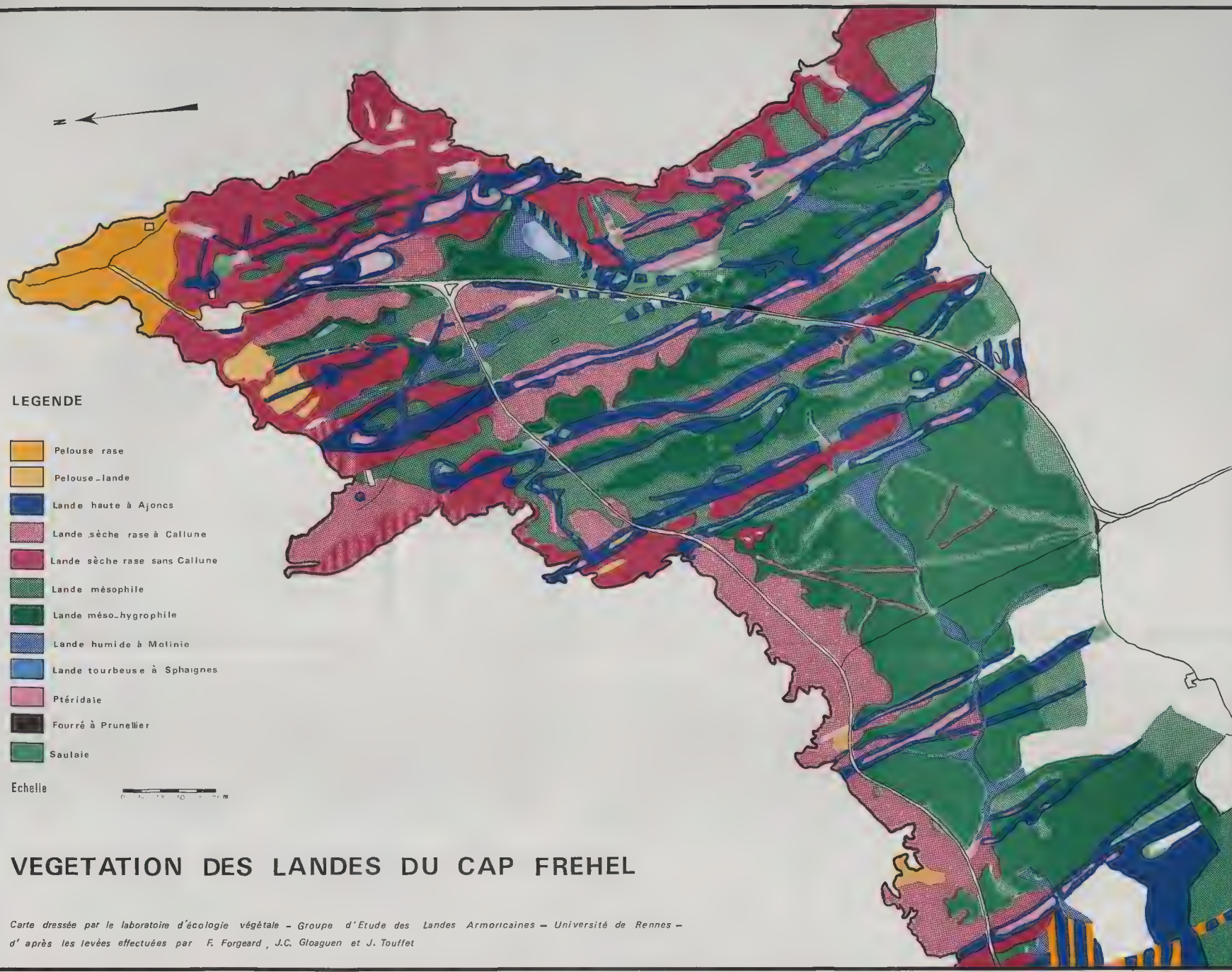
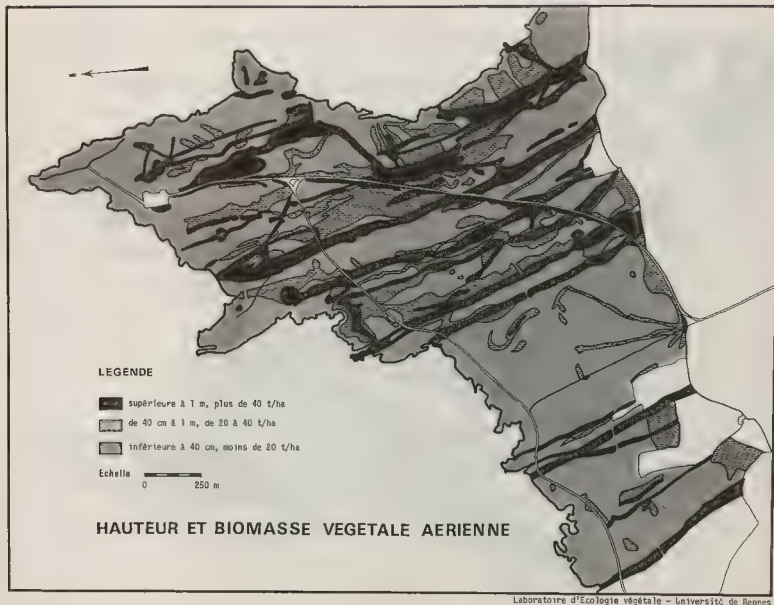


FIGURE 2

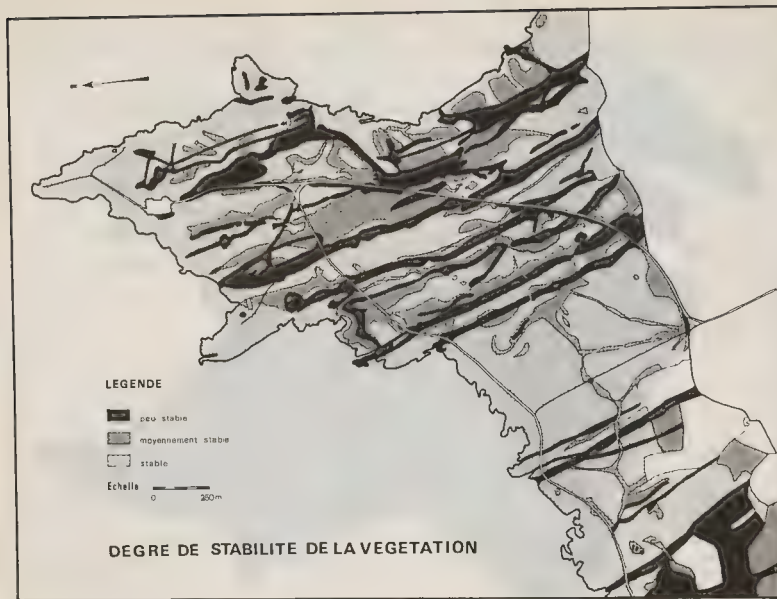






Laboratoire d'Ecologie végétale - Université de Rennes

FIGURE 3



Laboratoire d'Ecologie végétale - Université de Rennes

FIGURE 4

Sphaignes en fait une association des *Ericeto-Sphagnetalia* Schwickerath 1940.

A ces associations il faut ajouter les landes de falaise qui n'ont pu être cartographiées.

La carte a été établie en regroupant les unités de végétation élémentaires dans les associations auxquelles elles appartiennent.

3. CARTE DE LA HAUTEUR ET DE LA BIOMASSE VÉGÉTALE AÉRIENNE.

Cette carte met en évidence une relation étroite entre la nature de la végétation et la nature du sol. Elle nous renseigne sur la structure et l'exubérance de la végétation qui est en relation avec la productivité primaire.

Un autre intérêt est d'essayer d'établir des relations entre la hauteur de la végétation et la densité de certaines populations animales, en particulier, celles des oiseaux et des mammifères.

L'importance de la biomasse végétale aérienne a été déterminée à partir de données analytiques obtenues par prélèvements et pesées de la végétation en divers points de la lande.

Elle nous renseigne sur le potentiel productif des divers types de biotopes (puisque toutes les landes ont à peu près le même âge) qui est étroitement lié à la nature et aux caractères physico-chimiques des sols.

4. CARTE DES DEGRÉS DE STABILITÉ DE LA VÉGÉTATION.

La carte rendant compte du degré de stabilité de la végétation a un intérêt plus direct pour les aménageurs car elle renseigne sur le devenir éventuel de la végétation présente.

Elle a été établie en considérant divers critères et en particulier la nature et la physionomie de la végétation, l'importance de la biomasse végétale aérienne, la nature et la profondeur du sol, l'action du vent.

BIBLIOGRAPHIE

- GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1973. — La biomasse végétale aérienne et la répartition des éléments biogènes essentiels dans quelques types de landes armoricaines. *C.R. Acad. Sc. Paris*, série D, **277**, 505-508.
- GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1974. — La végétation des landes du Cap Fréhel : étude orientée le long de quelques transects. *Botanica Rhedonica*, série A, **13**, 57-75.
- LEMÉE (G.), 1937. — Recherches écologiques sur la végétation du Perche. *Thèse, Paris*, 388 p.
- LENORMAND (M.), 1966. — Phytosociologie et phytécologie des landes entre Laniscat et Gouarec (Côtes-du-Nord). *Botanica Rhedonica*, série A, **2**, 1-35.
- VANDEN BERGHEM (C.), 1958. — Etude sur la végétation des dunes et des landes de la Bretagne. *Vegetatio*, **8**, 193-208.

RÉPARTITION ET ÉVOLUTION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE ET DES ÉLÉMENTS BIOGÈNES DANS LA LANDE MÉSOPHILE DES MONTS D'ARRÉE (FINISTÈRE)

par B. CLÉMENT et J. TOUFFET

Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Rennes, Complexe scientifique de Beaulieu, 35042 Rennes Cédex
(E.R.A. C.N.R.S. n° 798 : Ecologie des landes).

RÉSUMÉ

Les auteurs présentent sous forme de modèles simples, quelques cycles biogéochimiques d'un écosystème armoricain, la lande mésophile à *Erica ciliaris* et *Ulex gallii* des Monts d'Arrée. Ces modèles font apparaître les phases d'immobilisation temporaire ou stock ainsi que les phases de circulation ou flux annuels de la matière organique et des principaux éléments biogènes (Azote, Phosphore, Potassium et Calcium).

SUMMARY

Distribution and flow of organic matter and organogenic elements in a mesophilous heathland of Monts d'Arrée

The authors present simple models, some biogeochemical cycles of Brittany ecosystems, the mesophilous heathland of Monts d'Arrée, characterized by *Erica ciliaris* and *Ulex gallii*. These models show a temporary accumulation and dynamic annual flow of organic matter and organogenic elements (Nitrogen, Phosphorus, Potassium and Calcium).

INTRODUCTION

Dans un écosystème, il est important de connaître, au même titre que le cycle de l'eau, la répartition et l'évolution de la matière organique. La synthèse des molécules organiques nécessite des éléments biogènes en quantités plus ou moins grandes et la connaissance de leurs cycles bio-chimiques est aussi à prendre en considération pour établir le bilan énergétique de l'écosystème.

Bon nombre de bilans concernant des écosystèmes forestiers ont été présentés dans diverses publications du Programme Biologique International : EHWALD

(1957), DUVIGNEAUD et DENAYER DE SMET (1962, 1964), LOSSAINT et RAPP (1971, 1978), RAPP (1971), KESTEMONT (1973), LEMÉE *et al.* (1978). Les recherches concernant les autres formations végétales sont plus rares. Peu d'études ont été entreprises sur les fruticées; citons RAPP (1971) pour la garrigue méditerranéenne. Quelques travaux britanniques (ROBERTSON et DAVIES, 1965; CHAPMAN, 1967, 1970) mentionnent les exportations et les importations dans les landes sous l'influence du feu ou du pâturage.

Afin de réaliser une première synthèse pour la lande armoricaine, nous avons choisi de présenter sous forme de modèles simples, inspirés de ceux de

NILGÅRD (1972) et LEMÉE *et al.* (1978), le stock et l'évolution de la matière organique et des éléments biogènes essentiels (N, P, K, Ca) dans la lande mésophile des Monts d'Arrée.

STATION

La lande mésophile étudiée appartient à l'*Ulici gallii* - *Ericetum ciliaris* Vanden Berghen 1958 *em.* Gloaguen et Touffet 1973. Elle se situe sur le plateau de Menez Meur, près de Sizun, dans les Monts d'Arrée. Ce type de végétation occupe environ 80 % des zones d'inculture de cette contrée.

La végétation aérienne est constituée par les rejets âgés de 9 ans développés après fauchage de la lande. Dans ce cas, la végétation atteint un recouvrement maximal dès la première année, les racines n'ayant pas été affectées par ce traitement physique. La composition floristique du groupement fait apparaître la dominance des Ajoncs; *Ulex gallii* assure 65 % de la biomasse aérienne et *Ulex europaeus* 9 %; *Erica ciliaris* représente 23 % de la biomasse alors que *Molinia caerulea* et *Pteridium aquilinum* ont une très faible importance pondérale. La hauteur de la strate ligneuse haute, essentiellement dominée par les Ajoncs, atteint 1,5 m alors que la strate inférieure, plus dense, ne dépasse pas 0,7 m.

Le sous-sol est constitué par les Schistes et Quartzites de Plougastel (Gédinnien). Le sol brun acide sur lequel se développe la lande a une épaisseur de 0,8 m. Le pH varie de 4,3 en A₁ à 4,8 en B et C. La somme des cations échangeables (S) et la capacité d'échange (T) sont respectivement de 8,7 et 47,7 méq./100 g en A₁, de 0,6 et 6,4 méq./100 g en C.

MÉTHODE

La mesure de la biomasse aérienne est effectuée selon la méthodologie précédemment exposée (CLÉ-

MENT et TOUFFET, 1976). Les prélèvements ont été faits en novembre, à la fin de la période de croissance végétative. L'estimation de la fixation annuelle, ou incrément, est l'équivalent de la productivité primaire nette apparente. Le bilan annuel correspond en fait essentiellement à un accroissement ligneux pour ce type de végétation où les Ajoncs et la Bruyère représentent 98 % de la biomasse.

L'évaluation de la biomasse racinaire est obtenue par interpolation avec les mesures effectuées par FORGEARD (1977) dans les landes de Paimpont (Ille-et-Vilaine), de même âge, de composition floristique analogue et établies sur des sols de même nature.

L'estimation de la chute annuelle de litière est faite en séparant la litière non dégradée de la litière plus ou moins dégradée et agglomérée; les données obtenues sont en fait une bonne approximation des résultats acquis par d'autres méthodes de mesures exposées par FORGEARD (1977). La litière annuellement décomposée et incorporée aux horizons pédologiques est obtenue par l'application du quotient d'élimination annuel de JENNY *et al.* (1949): $K = Lc \times 100 / (F + H) + Lc$. Les résultats du calcul sont une bonne approximation si on se réfère à la quantité de litière accumulée sur le sol au bout de 9 années.

L'analyse des éléments biogènes contenus dans les plantes et les litières est faite selon les techniques présentées par GLOAGUEN et TOUFFET (1973).

En ce qui concerne le sol, la matière organique est mesurée par calcination, le dosage du carbone par la méthode de ANNE et l'azote par la méthode de KJELDAHL. Les éléments minéraux (K et Ca) du sol sont les cations échangeables évalués par la méthode de METSON. Le phosphore assimilable est mesuré par la méthode citrique ou méthode de DYER préconisée pour les sols non calcaires.

Les apports par les pluies incidentes et les pluviollessivats sont évalués à partir des données fournies par FORGEARD *et al.* (1979). Ainsi que RAPP (1971), LEMÉE *et al.* (1978), LOSSAINT et RAPP (1978), nous avons mesuré ou calculé quelques paramètres qui rendent compte du flux des éléments minéraux dans l'écosystème: la rétention ou fixation dans la

biomasse pérenne est mesurée, la restitution au sol par la végétation est égale à la chute annuelle de litière (L.c.) à laquelle s'ajoute le pluviollessivage (P.l.); l'absorption est la somme restitution + rétention. La mobilité, définie par ULRICH (1968), est calculée à l'aide du rapport des éléments restitués au sol par la végétation sur les éléments absorbés par la végétation; elle rend compte de la vitesse de circulation dans le cycle biologique.

RÉSULTATS

RÉPARTITION ET ÉVOLUTION DES ÉLÉMENTS

A. La matière organique (fig. 1).

Le stock total de matière organique est de $233,7 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$; il comprend $171,7 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ (73,4 %) d'humus *sensu lato* et $62,0 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ (26,6 %) de matière sèche (1) dont la moitié correspond à la masse racinaire. Le sol renferme donc à lui seul $196,7 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ (84,1 %) de la matière organique de l'écosystème; cette masse constitue donc une importante réserve.

Ces données sont, en pourcentage, comparables à celles mentionnées par RAPP (1971) dans l'écosystème à Chêne Kermès du Languedoc; cependant la réserve du sol est environ deux fois moins importante dans cette fruticée que dans la lande mésophile des Monts d'Arrée.

La fixation moyenne est assimilée à la productivité primaire nette apparente; elle est calculée en divisant la biomasse aérienne ($27,0 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$) par l'âge de la végétation (9 ans) soit $3,0 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$. Cet accroissement est en fait essentiellement un accroissement ligneux. La productivité primaire nette vraie correspond à l'ensemble des pousses vertes des végétaux; elle est évaluée à $6,7 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ (CLÉMENT, 1978). La production de litière devrait donc être de $3,7 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$;

cette valeur est en fait vérifiée par la mesure de la litière non dégradée, accumulée à la surface des horizons holorganiques.

La décomposition de la litière ou quotient d'élimination annuel, calculé à l'aide du coefficient de JENNY *et al.* (1949), est de $2,7 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$. L'accumulation annuelle de litière au sol est donc en moyenne de $1,0 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$. Cette valeur est confirmée par la masse globale de litière au sol ($10,0 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ en 9 ans).

B. L'azote (fig. 2).

Le stock total de l'écosystème est de $9\,436 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$. Il est légèrement plus élevé que celui de la futaie de Hêtre de Fontainebleau ($9\,132 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) (LEMÉE *et al.*, 1978). Seulement $733 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ (7,8 %) sont contenus dans la biomasse végétale alors que $8\,703 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ (92,2 %) sont immobilisés dans le sol et la litière. Cette importante minéralomasse des horizons pédologiques ne contient que 1 % d'azote minéralisée soit 80 à $90 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$.

La réserve d'azote organique du sol est légèrement supérieure à celle de la futaie des *Fagitalia* (LEMÉE *et al.*, 1978) mais le pourcentage d'azote minéralisée est 2 à 4 fois plus élevé dans cet écosystème. Il en est de même dans la forêt de Chêne vert et dans la garrigue à Chêne Kermès du Languedoc (LOSAINT *et RAPP*, 1978 et RAPP, 1971) où la réserve du sol atteint $12\,000$ à $18\,000 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$. La minéralomasse aérienne de la lande des Monts d'Arrée est cependant supérieure à celle de la garrigue ($159,7 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$).

La fixation annuelle de la lande ($37 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$) est nettement supérieure à celle des autres formations mentionnées ci-dessus. Il en est de même en ce qui concerne l'absorption ($109 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$) et la restitution ($72 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$).

Le quotient d'élimination annuel, calculé d'après le coefficient de JENNY, est de $46 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$. Ce calcul est une approximation satisfaisante car GLOAGUEN *et al.* (1980) ont montré que la perte d'azote dans la litière suivait la perte de poids de celle-ci.

(1) En ce qui concerne le matériel vivant, il s'agit de la matière sèche car les valeurs que nous citons comprennent la matière organique *sensu stricto* ainsi que les éléments minéraux.

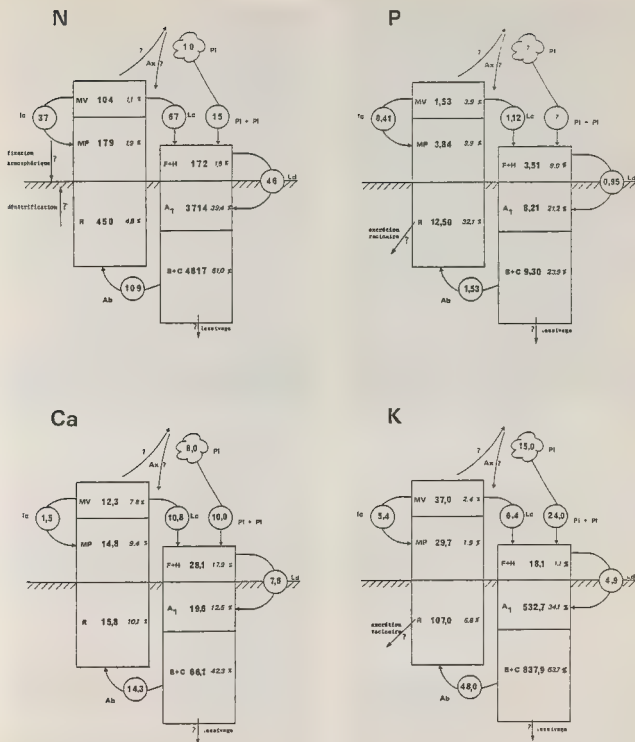


FIG. 2. — Répartition et évolution des éléments biogènes dans la lande mésophile des Monts d'Arrée

sont immobilisés dans la litière. La part de phosphore assimilable dans l'écosystème est donc faible et constitue d'ailleurs un frein à la croissance plus rapide des plantes de la lande (CLÉMENT, 1978).

L'apport par les eaux de pluie et les pluviolissivats est très faible; le dosage n'a permis de révéler la présence de phosphore qu'à l'état de traces.

La répartition et l'évolution du phosphore dans l'écosystème lande sont comparables à ceux de la garrigue à Chêne Kermès. Par contre, les données fournies pour les forêts de Chêne vert et de Hêtre sont 2 à 3 fois supérieures à celles des fruticées.

Le bilan, ainsi que l'a souligné RAPP (1971), est légèrement positif pour la végétation, mais légèrement négatif pour le sol. Ce bilan peut être équilibré si on admet ainsi que WOODS et BROCK (1964) ou VINOUKOV et TIURMENKO (1958) la possibilité d'un départ de phosphore à la fin de l'été et à l'automne par excrétion racinaire.

La mobilité du phosphore dans la lande se situe entre celle de la futaie de Hêtre de Fontainebleau (0,80) et celle du gaulis (0,67). Dans la forêt méditerranéenne, elle est nettement plus faible (0,52).

D. Le potassium (fig. 2).

N'ayant pas déterminé la réserve du sol, mais seulement les cations échangeables, nous ne pouvons établir le stock total de l'écosystème. Cependant, nous notons que le stock disponible dans le sol ($1\,360\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ soit 88 %) est relativement important; il est du même ordre de grandeur que celui des écosystèmes forestiers et de la garrigue. La minéralomasse du potassium ($175\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ soit 11 %) est semblable à celle de la garrigue et nettement inférieure à celle des écosystèmes forestiers.

La fixation dans la biomasse aérienne ($5,4\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$) et l'immobilisation dans la litière ($18,1\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) sont faibles; à l'opposé, les échanges entre le sol et la plante sont relativement importants puisque l'absorption atteint $48,0\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ et la restitution est de $42,6\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$. La mobilité

de ce cation est grande (0,88) en raison d'une faible rétention.

L'ensemble des données concernant l'évolution du potassium dans l'écosystème lande sont proches de celles mentionnées par LEMÉE *et al.* (1978) ou LOS-SAINT et RAPP (1978) pour les forêts caducifoliées et sempervirentes.

La restitution du potassium au sol par les litières ($6,4\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$) et les pluviolissivats ($9,0\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$) ne rend pas compte de l'ensemble de ce phénomène car pour compléter le cycle nous devons admettre que $27,2\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ sont redistribués dans la plante; avant la chute des différents organes caducs, il peut y avoir translocation vers les racines. OLSEN (1948) constate un départ important de potassium avant le jaunissement des feuilles. Celui-ci pourrait se faire par excrétion foliaire mais nous constatons que ce n'est pas suffisant pour expliquer le phénomène. La redistribution vers le système racinaire pourrait être une hypothèse valable car nous constatons que celui-ci contient une quantité plus importante de potassium que les organes aériens. Y a-t-il également une excrétion racinaire ?

E. Le calcium (fig. 2).

La quantité totale de calcium en circulation dans l'écosystème lande ($156,7\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) est 10 fois plus faible que celle du potassium ($1\,562,4\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$). Alors que le potassium échangeable représente 87,8 %, le calcium échangeable du sol n'est plus que de 55,8 %. La minéralomasse végétale est de $42,9\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ soit 27,3 %, alors que 17,9 % sont immobilisés dans la litière. L'accumulation annuelle dans la litière est environ de $3,2\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ soit plus du double de la fixation dans la biomasse pérenne ($1,5\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$).

La comparaison montre que la répartition et le flux de calcium dans la lande sont très nettement inférieurs à ceux observés dans les autres écosystèmes.

Nous constatons à l'inverse que le calcium a une grande mobilité dans la lande (0,89) alors que c'est

ordinairement l'élément le moins mobile. La faible teneur en calcium de l'Ajonc et notamment de ses organes ligneux, est responsable d'une très faible rétention et explique en partie la grande mobilité de cet élément au niveau de la végétation.

Bien que le sol soit pauvre en calcium, les plantes de la lande, espèces calcifuges, puisent efficacement les quantités nécessaires à leur croissance et à leur développement. L'apport par les précipitations ($8,0 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$) doit compenser la fixation annuelle ($1,5 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$) ainsi que les pertes par lessivage; en effet, le calcium est fortement adsorbé sur les molécules organiques de la litière et du sol (GIMMINGHAM, 1972).

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'écosystème, malgré sa faible productivité, représente un stock important de matière organique, comparable à celui de la plupart des écosystèmes forestiers. Ceci est dû à l'importance de la réserve du sol, comparativement aux stocks engagés dans le cycle biologique. Établie sur des substrats pauvres, cette réserve de matière organique permet à la lande de conserver son équilibre; celui-ci est parfois précaire. Les incendies violents et chroniques peuvent entamer le stock d'humus et provoquer alors une importante érosion du sol ou favoriser le lessivage des cations et des éléments fins.

Il faut souligner que la matière organique de l'écosystème constitue, avec l'eau, le support et est l'agent de la circulation des éléments biogènes. La quasi-totalité du stock de matière azotée de l'écosystème est contenue dans la matière organique du sol et sa disparition, même partielle, entraîne une perte de fertilité du sol et diminue le potentiel de production de la lande. En effet, cet écosystème se caractérise par une faible quantité d'éléments disponibles ou en réserve dans le sol, comparativement aux écosystèmes forestiers ou la garrigue (LEMÉE *et al.*, 1978 et RAPP, 1971).

A l'inverse, les quantités d'éléments en stock dans la biomasse ou dans la litière sont du même ordre de grandeur, sauf pour le calcium; sa grande mobilité dans le cycle biologique de la lande peut compenser la faible quantité disponible pour la végétation.

En résumé, nous pouvons tenter de situer la lande dans la classification bioénergétique des formations végétales établie par RODIN et BAZILEVICH (1967), pour l'hémisphère Nord. Les caractéristiques bioénergétiques de la lande des Monts d'Arrée s'inscrivent dans la formule simplifiée suivante : $B_3P_3L_4D_6A_4$. Le cycle biogéochimique ne correspond pas à une classe déterminée; il s'agit d'un type intermédiaire, proche du nitro-boréal (moyennement productif, décomposition de la litière lente ou retardée, $N > Ca$) mais à teneur en éléments minéraux moyenne, ce qui le rapproche du type calco-subboréal.

En conclusion, nous pensons que l'exploitation traditionnelle de la lande des Monts d'Arrée, c'est-à-dire le fauchage périodique et l'exportation des matériaux récoltés hors de la zone de production, contribue à l'appauvrissement en éléments minéraux de cet écosystème. En effet, 45 à $50 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ d'éléments biogènes essentiels sont soustraits chaque année (CLÉMENT, 1978); ils représentent environ $1/10^e$ des éléments retenus dans la végétation et la litière. Liées à la pauvreté de la roche mère et au lessivage du sol, ces exportations répétées depuis plusieurs dizaines d'années provoquent une baisse de fertilité qui explique en partie, dans ces zones à potentialités forestières, la stabilité des landes.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAPMAN (S.B.), 1967. — Nutrient budgets for a dry heath ecosystem in the south of England. *J. Ecol.*, **55**, 677-689.
- CHAPMAN (S.B.), 1970. — The nutrient content of the soil and root system of a dry heath ecosystem. *J. Ecol.*, **58**, 445-452.

- CLÉMENT (B.), 1978. — Contribution à l'étude phyto-écologique des Monts d'Arrée; organisation et cartographie des biocénoses; évolution et productivité des landes. *Thèse 3^e cycle*, Rennes, 260 p., 3 cartes h-t.
- CLÉMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1976. — Biomasse végétale aérienne et productivité des landes des Monts d'Arrée (Bretagne, France). *Oecol. Plant.*, **11**, 345-360.
- CLÉMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1979. — Influence du substrat sur la productivité primaire d'une lande armoricaine. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, série D, **288**, 1219-1221.
- DUVIGNEAUD (P.), 1974. — *La synthèse écologique. Population, Communautés, Ecosystèmes, Biosphère, Noosphère*. Ed. Doin, Paris, 1 vol., 296 p.
- DUVIGNEAUD (P.) et DENAYER DE SMET (S.), 1962. — Distribution de certains éléments minéraux (K, Ca et N) dans les tapis végétaux naturels. *Bull. Soc. Fr. Physiol. végét.*, **8**, 96-103.
- DUVIGNEAUD (P.) et DENAYER DE SMET (S.), 1964. — Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt (forêts tempérées caducifoliées). *Lejeune, Rev. Bot. n° 5*, **28**, 148 p.
- EHWALD (E.), 1957. — Über den Nährstoffkreislauf des Waldes. *Deutsche Akad. Landwirtschaft. Wiss. Sitz.*, Berlin, **6**, 1-56.
- FORGEARD (F.), 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. *Thèse 3^e cycle*, Rennes, 246 p.
- FORGEARD (F.), GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1979. — Interception des précipitations et apport au sol d'éléments minéraux par les eaux de pluie et les pluviostats dans quelques landes armoricaines. *Bull. Ecol.*, **10**, 29-42.
- GIMINGHAM (C.H.), 1972. — *Ecology of Heathlands*. Chapman and Hall, London, 1 vol., 266 p.
- GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1973. — La biomasse végétale aérienne et la répartition des éléments biogènes essentiels dans quelques types de landes littorales armoricaines. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, série D, **277**, 505-508.
- GLOAGUEN (J.C.), TOUFFET (J.) et FORGEARD (F.), 1980. — Vitesse de décomposition et évolution minérale des litières sous climat atlantique. II. — Les principales espèces des landes de Bretagne (France). *Oecol. Plant.*, **15**, 257-273.
- JENNY (H.), GESSEL (S.P.) et BINGHAM (F.T.), 1949. — Comparative study of decomposition of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sc.*, **68**, 419-432.
- KESTEMONT (P.), 1973. — Production primaire de la strate arborée d'une Hêtraie à Fétuques. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **106**, 305-316.
- LEMÉE et l'équipe PBI/Fontainebleau, 1978. — La Hêtraie naturelle de Fontainebleau. in Lamotte et Bourlière, « *Problèmes d'Ecologie: Ecosystèmes terrestres* », I vol., 75-128.
- LOSSAINT (P.) et RAPP (M.), 1971. — Répartition de la matière organique, productivité et cycles des éléments minéraux dans des écosystèmes de climat méditerranéen. *Colloque UNESCO « Productivité des écosystèmes terrestres »*, Bruxelles, I vol., 597-617.
- LOSSAINT (P.) et RAPP (M.), 1978. — La forêt méditerranéenne de chênes verts (*Quercus ilex* L.) in Lamotte et Bourlière, « *Problèmes d'Ecologie: Ecosystèmes terrestres* », I vol., 129-185.
- NIHLGÅRD (B.), 1972. — Plant biomass, primary production and distribution of chemical elements in a beech and planted spruce forest in south Sweden. *Oikos*, **23**, 69-81.
- OLSEN, 1948. — In RAPP, 1971.
- RAPP (M.), 1971. — Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. *Publication P.B.I., C.N.R.S., R.C.P.* n° 40, 19-184.
- ROBERTSON (R.A.) and DAVIES (G.E.), 1965. — Quantities of plant nutrients in heather ecosystems. *J. Appl. Ecol.*, **2**, 211-219.
- RODIN (L.) et BAZILEVICH (N.), 1967. — *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Oliver and Boyd, London, I vol, 288 p.
- ULRICH, 1968. — In RAPP, 1971.
- VINOKUROV et TIURMENKO, 1958. — In DUVIGNEAUD et DENAYER DE SMET, 1964 et RAPP, 1971.
- WOODS et BROCK, 1964. — In RAPP, 1971.

RÉPARTITION ET ÉVOLUTION DE L'AZOTE DANS QUELQUES LANDES BRETONNES

par F. ROZÉ

Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Rennes, 35042 Rennes Cédex

RÉSUMÉ

La répartition de l'azote total dans les différents compartiments de l'écosystème lande est comparée d'une part pour les landes hautes de trois régions de Bretagne et d'autre part pour trois types de landes à Fréhel. Les stocks d'azote et les principaux flux sont d'abord analysés puis les quantités d'azote sont suivies dans la biomasse verte et dans la biomasse pérenne aérienne en fonction de l'âge des formations végétales.

L'azote est un des éléments biogènes fondamentaux, et l'étude de son cycle revêt une grande importance pour la compréhension du fonctionnement de l'écosystème lande.

Avant d'étudier les différentes formes d'azote et leur flux dans chaque compartiment, il était intéressant de comparer les bilans de cet élément dans divers types de landes et dans des landes de nature, d'âge et de localisation différentes.

I. — RECUEIL ET CALCUL DES DONNÉES

Le matériel végétal, réduit en poudre après tri et séchage à 65 °C, est minéralisé par la méthode de

SUMMARY

Distribution and evolution of nitrogen in some Brittany Heathlands

Nitrogen division in the different compartments of the ecosystems is compared on the one hand for high heaths of three Brittany districts and on the other hand for three types of heathland at Fréhel. First time nitrogen stocks and main fluxes are analyzed, secondly nitrogen quantities are followed in green biomass and in persistent biomass in function of vegetation age.

KJELDAHL qui permet de déterminer les teneurs en azote après distillation au PARNASS-WAGNER.

Les eaux de pluie incidentes et les pluviollessivats recueillis sous la végétation sont analysés directement, sans concentration.

La quantité d'azote de chaque compartiment (biomasse végétale aérienne verte, pérenne, racinaire, litière) est calculée à partir de la biomasse (1) et de la teneur en azote de chaque partie de la plante.

Les mesures de biomasse et les analyses d'azote ont toujours été effectuées en automne, à la fin de la période végétative.

Les teneurs moyennes sont reportées dans le tableau 1.

(1) Ces données ont été recueillies par l'ensemble des chercheurs du laboratoire d'Ecologie végétale de l'Université de Rennes.

TABLEAU 1

Teneurs en azote des différentes parties des plantes des landes de Bretagne (valeurs exprimées en pourcentage du poids sec des différentes parties des plantes).

Espèces	Localités	Teneur en N des parties vertes	Teneur en N des parties pérennes
<i>Ulex europaeus</i>	Paimpont	1,84	0,52
	Fréhel Monts D'Arrée	1,90	0,80
<i>Ulex gallii</i>	Mont D'Arrée	1,78	0,73
	Fréhel	1,50	0,70
<i>Ulex minor</i>	Paimpont	1,70	0,65
<i>Calluna vulgaris</i>	Fréhel-Paimpont	1,01	0,46
	Monts D'Arrée	1,40	0,60
<i>Erica cinerea</i>	Fréhel-Paimpont —		
	Monts d'Arrée	1,01	0,46
<i>Erica ciliaris</i>	Paimpont Monts D'Arrée	0,95	0,42
	Fréhel	0,90	0,49
<i>Molinia caerulea</i>	Fréhel	0,8	
	Monts D'Arrée	0,6	
<i>Agrostis setacea</i>	Monts d'Arrée	1,4	
<i>Pteridium aquilinum</i>	Paimpont Monts D'Arrée	0,07	
<i>Brachypodium pinnatum</i>	Fréhel	1,4	

A partir des quantités d'azote de chaque compartiment, les flux d'azote peuvent être calculés. L'absorption par les plantes correspond à la quantité de cet élément contenue dans la partie verte à laquelle s'ajoute la fraction pluviolessivée. La rétention témoigne de l'accroissement annuel du matériel ligneux qui se maintient dans la plante; elle est estimée en divisant la biomasse pérenne par l'âge de la lande. L'azote contenu dans la biomasse verte de l'année se répartit entre la rétention et la chute de litière. La quantité d'azote qui retourne au sol par la décomposition de la litière peut être calculée en utilisant le coefficient de JENNY *et al.* (1949), ce calcul est justifié car l'azote de la litière suit l'évolution de la matière organique (GLOAGUEN *et al.*, 1980).

La fraction décomposée K est donnée par :

$$K = \frac{LC \times 100}{(F + H) + LC}$$

LC : azote contenu dans la litière qui vient de tomber au sol

F + H : quantité d'azote stockée dans la litière.

La vérification des calculs est possible, en effet la différence entre la quantité d'azote arrivant au sol par la chute de la litière et la quantité décomposée annuellement, multipliée par l'âge de la lande doit correspondre au stock d'azote de la litière accumulée.

II. — RÉSERVE ET DISPONIBILITÉ EN AZOTE DANS LES LANDES HAUTES (DE TROIS RÉGIONS DIFFÉRENTES) Fig. 1

Dans les stations de Fréhel et de Paimpont, *Ulex europaeus* est l'espèce dominante; dans les Monts d'Arrée, c'est *Ulex gallii*. A Paimpont et dans les Monts d'Arrée, les landes sont âgées de 9 ans; à Fréhel, elles ont de 12 à 15 ans. La présentation de ces landes apparaît dans le tableau 2.

Le stock d'azote dans la végétation pérenne est plus important à Fréhel (506 kg·ha⁻¹) et à Paimpont (389 kg·ha⁻¹) que dans les Monts d'Arrée

TABLEAU 2
Caractéristiques des différentes stations de lande haute

Stations	Biomasse Totale de la végétation t. ha ⁻¹	Espèces dominantes	Biomasse des espèces dominantes		Quantité d'azote dans les espèces dominantes kg. ha ⁻¹
			t ha ⁻¹	%	
Lande sèche rase	18	<i>Calluna vulgaris</i> <i>Erica cinerea</i>	14	77	117
			2	1	16
Lande mésophile	28	<i>Erica ciliaris</i> <i>Ulex gallii</i>	14	50	103
			12	43	193
Lande haute	43	<i>Ulex europaeus</i>	42	97	628

(179 kg·ha⁻¹). De même le pourcentage d'*Ulex* par rapport à la biomasse est supérieur à Fréhel (97 %) et à Paimpont (93 %) contre 75 % dans les Monts d'Arrée. *Ulex europaeus* manifeste un accroissement ligneux plus important que *Ulex gallii* ce qui accroît les différences entre les trois stations.

La rétention est de 54 kg·ha⁻¹·an⁻¹ à Paimpont contre 46 kg·ha⁻¹·an⁻¹ à Fréhel et seulement 37 kg·ha⁻¹·an⁻¹ dans les Monts d'Arrée; ces résultats peuvent être liés à la prédominance dans les deux premières stations de *Ulex europaeus* qui possède les plus fortes teneurs en azote dans la partie verte. La litière immobilise 140 kg·a⁻¹ à Paimpont, 172 kg·ha⁻¹ dans les Monts d'Arrée et 210 kg·ha⁻¹ au Cap Fréhel; dans cette station la lande plus âgée et la biomasse végétale aérienne plus importante, contribuent à une plus grande accumulation de litière; CLÉMENT et TOUFFET (1976) ont en effet montré que celle-ci s'accroît rapidement au-delà de la huitième année.

Les stocks sont liés à la chute annuelle de litière qui est de 51 kg·ha⁻¹·an⁻¹ à Paimpont, 67 kg·ha⁻¹·an⁻¹ dans les Monts d'Arrée et 78 kg·ha⁻¹·an⁻¹ à Fréhel. Les coefficients de décomposition des litières sont très proches dans les trois stations, ils varient de 26 % à 28 % si bien que le sol s'enrichit, par le processus de décomposition, moins à Paimpont (36 kg·ha⁻¹·an⁻¹) que dans les Monts d'Arrée (48 kg·ha⁻¹·an⁻¹) et qu'à Fréhel (57 kg·ha⁻¹·an⁻¹). Il existe un déficit dans ces trois bilans au niveau du sol car l'absorption par les plantes est de 106 kg·ha⁻¹·an⁻¹ à Paimpont, 109 kg·ha⁻¹·an⁻¹ dans les Monts d'Arrée et 126 kg·ha⁻¹·an⁻¹ à Fréhel.

La différence entre les gains et les pertes que nous connaissons, ou déficit apparent est de 46 kg·ha⁻¹·an⁻¹ dans les Monts d'Arrée, 60 kg·ha⁻¹·an⁻¹ à Paimpont et 59 kg·ha⁻¹·an⁻¹ au Cap Fréhel.

Cependant, l'ajonc, qui est l'espèce dominante de ces groupements végétaux, possède des nodules fixateurs d'azote atmosphérique qui assurent en partie la nutrition de cette espèce. L'écosystème lande bénéficie donc d'un apport qui permet peut-être d'équilibrer le bilan au niveau du sol.

Si on compare globalement nos données avec celles de RAPP (1971) pour un écosystème méditerranéen (Pin d'Alep), les quantités d'azote immobilisées par la végétation des landes sont beaucoup plus faibles. LECLERC (1978) dans un peuplement de Pin pignon considère que la phytocénose utilise 1,36 % de la réserve azotée du sol, seulement 0,22 % sont immobilisés dans les parties pérennes ce qui correspond à 16 % de l'azote absorbé par les plantes. Dans les landes à *Ulex* la rétention est comprise entre 33 et 46 % de l'azote absorbé. La réserve en azote dans le sol est de 8330 kg·ha⁻¹ dans la lande des Monts d'Arrée; c'est un stock important, comparable à celui de nombreux écosystèmes forestiers, mais, pour être disponible pour la végétation cet élément doit être minéralisé. Les nuances qui apparaissent entre les trois stations sont relativement faibles et ne traduisent pas des fonctionnements différents mais dépendent plutôt de l'âge et de la composition floristique de ce type de lande.

III. — RÉSERVE ET DISPONIBILITÉ EN AZOTE DANS LES LANDES DE FRÉHEL (Fig. 2)

L'analyse porte sur trois types de landes de même âge (12 à 15 ans) localisés dans une même station, le cap Fréhel; leurs principales caractéristiques sont mentionnées dans le tableau 3. Le stock d'azote de la biomasse verte aérienne est deux fois plus élevé dans la lande mésophile ($310 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) que dans la lande sèche rase ($161 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) et quatre fois plus dans la lande haute ($631 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$). Ces différences entre les trois types de landes sont beaucoup moins marquées si on compare la biomasse aérienne totale; entre la lande sèche et la lande mésophile les variations sont liées à l'importance d'*Ulex gallii* dont le taux d'azote est plus important que celui des éricacées. Dans la lande haute le taux supérieur de l'azote chez l'Ajonc, lié à la prédominance de cette espèce, explique les fortes valeurs mentionnées. La rétention varie dans le même sens, elle est plus marquée lorsque l'accroissement ligneux est plus élevé; les landes dominées par les Ericacées ont un développement ligneux nettement plus faible que celles où les Ajoncs sont abondants. L'azote contenu dans la litière arrivant au sol chaque année est de $47 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ en lande sèche rase, $67 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ en lande mésophile et $78 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ en lande haute; ces quantités sont directement liées à la pro-

ductivité primaire des landes. La masse d'azote retournant au sol par décomposition est plus importante en lande haute, le quotient d'élimination annuelle ou coefficient de JENNY est de 27 % dans celle-ci alors qu'il n'est que de 21 % en lande mésophile et 24 % en lande sèche rase.

Les différences entre ces trois types de landes sont essentiellement dépendantes de leur composition floristique qui agit simultanément sur la biomasse globale ou la productivité primaire, sur la composition chimique des plantes et sur leur stratégie de développement. Il se produit une meilleure rétention là où les Ajoncs sont mieux développés ce qui correspond en fait à un accroissement ligneux plus important par rapport aux Ericacées. C'est en réalité le rapport entre les Ericacées et les Ajoncs qui détermine la réserve et la disponibilité en azote dans l'écosystème lande.

IV. — ÉVOLUTION DE L'AZOTE CONTENU DANS LA BIOMASSE VÉGÉTALE AÉRIENNE EN FONCTION DE L'ÂGE DES LANDES

Les valeurs présentées concernent les landes sèches rases et les landes mésophiles du cap Fréhel et des Monts d'Arrée. A Fréhel, pour les landes de 1 à 6 ans, il s'agit de la même lande dans laquelle

TABLEAU 3
Caractéristiques de trois types de lande au Cap Fréhel

Stations	Age de la végétation	Biomasse totale de la végétation en $\text{t} \cdot \text{ha}^{-1}$	Espèces dominantes	Biomasse des espèces dominantes		Quantité d'Azote dans les espèces dominantes $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$
				$\text{t} \cdot \text{ha}^{-1}$	%	
Monts D'Arrée	9 ans	27	<i>Ulex gallii</i> <i>Erica ciliaris</i>	20 6	75 22	219
Paimpont	9 ans	49	<i>Ulex europaeus</i> <i>Erica cinerea</i>	46 3	93 6	457
Cap Fréhel	12 à 15 ans	43	<i>Ulex europaeus</i>	42	97	628

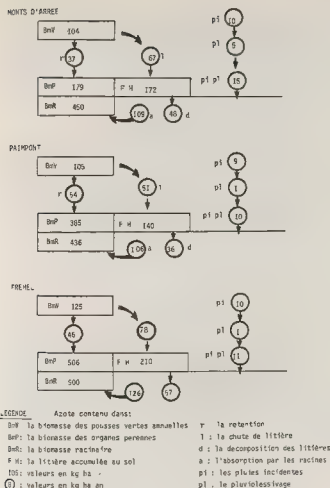


FIG. 1. — Bilans et flux d'azote dans les landes hautes.

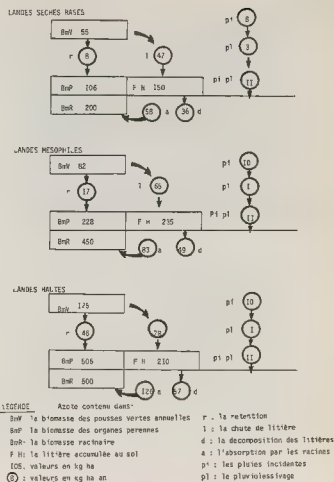


FIG. 2. — Bilan de l'azote dans trois types de landes à Fréhel.

une coupe raso de la végétation a été effectuée sur un carré de 10 m sur 10 m; tous les ans 10 carrés de 1 m sont prélevés afin de mesurer les biomasses végétales correspondant à des repousses d'âge croissant. Dans les Monts d'Arrée, des mesures de biomasses aériennes ont été effectuées dans des landes équivalentes du point de vue floristique et pédologique et d'âges différents :

1° Landes sèches rases (fig. 3).

Les quantités d'azote contenues dans les biomasses

vertes augmentent régulièrement jusqu'à 5 ans dans les deux stations; ensuite elles se stabilisent. A Fréhel dans les parties pérennes l'accroissement est peu rapide jusqu'à 6 ans (3 à 5 kg·ha⁻¹·an⁻¹) par contre au delà de cet âge l'évolution du stock est plus rapide (10 kg·ha⁻¹·an⁻¹). Pour ce qui concerne les Monts d'Arrée le nombre de valeurs ne permet pas d'obtenir ces différentes phases, néanmoins l'allure générale des courbes confirme l'évolution constatée au Cap Fréhel. Les stocks à 12-15 ans sont du même ordre de grandeur.

2°) Landes mésophiles (fig. 3).

Au cap Fréhel le stock d'azote dans les parties vertes des plantes des landes jeunes augmente rapidement pendant les trois premières années puis se stabilise aux environs de la quatrième année. Dans la biomasse pérenne l'azote s'accumule lentement jusqu'à la quatrième année puis ensuite s'accroît de $25 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$.

Dans les Monts d'Arrée, à partir de la 2^e année, le stock d'azote est relativement stable dans la biomasse verte ($45 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$). Dans la biomasse pérenne jusqu'à la 3^e année l'accumulation est de $18 \text{ kg} \cdot$

$\text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$, de la 4^e à la 6^e année de $10 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ et devient presque nulle ensuite entre 6 et 8 ans; au-delà de cet âge l'accroissement du stock est à nouveau élevé, il correspond à un fort développement ligneux dû à la prédominance des Ajoncs. Le phénomène était moins marqué en ce qui concerne le stock dans les pousses vertes.

La comparaison de la lande sèche avec la lande mésophile montre que les différentes phases d'accumulation de l'azote dans la biomasse verte ou dans la biomasse pérenne sont similaires. Des différences significatives entre les quantités n'apparaissent qu'à partir de la 10^e année pour ce qui concerne la biomasse pérenne.

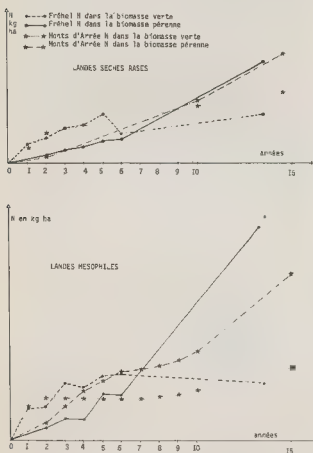


FIG. 3. --- Quantités d'azote contenues dans la biomasse verte et la biomasse pérenne aérienne dans les landes d'âges différents.

CONCLUSION

Ces bilans doivent être affinés et complétés au fur et à mesure que les différents compartiments font l'objet d'études ponctuelles; mais d'ores et déjà des maillons importants du cycle de l'azote dans les différentes landes de Bretagne ont été précisés. C'est au niveau du sol que les processus sont les moins connus dans l'écosystème lande; il existe un déficit dans la plupart de nos landes entre la fraction absorbée par les plantes et la partie apportée au sol par la décomposition des litières et les eaux de pluies; sans doute est-il comblé par un processus de fixation de l'azote atmosphérique.

Les quantités stockées et les flux d'azote dans les landes sèches rases sont moins importants que dans les landes mésophiles et hautes.

Dans un même type de lande le fonctionnement est semblable; les différences entre les landes étudiées sont essentiellement liées à la nature et à l'importance pondérale des espèces dominantes telles que l'Ajonc.

Afin de compléter ces modèles concernant le cycle de l'azote d'autres mesures doivent encore être effectuées (minéralisation, fixation, lessivage...). De plus il serait intéressant de connaître l'évolution de landes

plus âgées mais, en Bretagne, celle-ci atteignent difficilement la phase de maturité car, si elles ne sont pas fauchées, des incendies ont souvent lieu avant ce stade.

BIBLIOGRAPHIE

- BARCLAY-ESTRUP (P.) et GIMMINGHAM (Ch.), 1969. — The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I Vegetational change in relation to the *Calluna* cycle. *J. Ecol.*, **57**, 737-758.
- CHAPMAN (S.B.), 1967. — Nutrient budgets for a dry heath ecosystem in the south of England. *J. Ecol.*, **55**, 677-689.
- CHAPMAN (S.B.), 1970. — Nutrient content of the soil and root system of a dry heath ecosystem. *J. Ecol.*, **58**, 445-452.
- CHAPMAN (S.B.), HIBBLE (J.) et RAFAREL (C.R.), 1975. — Litter accumulation under *Calluna vulgaris* on lowland heath in Britain. *J. Ecol.*, **63**, 259-271.
- CLEMENT (B.), 1978. — Contribution à l'étude phyto-écologique des Monts d'Arrée. Organisation et cartographie des biocénoses évolution et productivité des landes. *Thèse 3^e cycle*, Rennes, 260 p.
- CLEMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1976. — Biomasse végétale aérienne et productivité des landes des Monts d'Arrée (Bretagne-France). *Oecol. Plant.*, **11**, 345-360.
- DENAEYER DE SMET (S.), 1971. — Teneurs en éléments biogènes des tapis végétaux dans les forêts caducifoliées d'Europe. *Ecologie et conservation*, 4, Unesco, 515-525.
- FORGEARD (F.), 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. *Thèse 3^e cycle*, Rennes 246 p.
- GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1974. — La végétation des landes Monts d'Arrée. *Coll. Phytosociol. II. La végétation des landes d'Europe occidentale A*, 13, 57-75.
- GLOAGUEN (J.C.), TOUFFET (J.) et FORGEARD (F.), 1980. — Vitesse de décomposition et évolution minérale des litières sous climat atlantique II. Les principales espèces des landes de Bretagne (France). *Oecol. Plant.* **1** (15), 257-273.
- JENNY, GESSSEL (S.P.) et BINGHAM (F.T.), 1949. — Comparative study decomposition of organic matter in temperate and tropical region. *Soil. Sci.*, **68**, 419-432.
- LECLERC (M.C.), 1978. — Premier bilan d'une étude du cycle de l'azote dans un écosystème de Pin pignon (*Pinus pinea*) D.E.A. Montpellier.
- RAPP (M.), 1971. — Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. *C.N.R.S./R.C.P.* 40, I vol., 19-185.
- ROBERTSON (R.) et DAVIES (GE.), 1965. — Quantities of plant nutrients in heather ecosystems. *J. Appl. Ecol.*, **2**, 211-219.
- ROBIN (L.) et BAZILEVICH (N.), 1967. — *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Oliver and Boyd London, 1 vol., 288 p.

UTILISATION DE LA MÉTHODE DES POINTS CONTACTS POUR L'ÉVALUATION DE LA BIOMASSE DANS LES PELOUSES

par P. BEAUBAIS et F. FORGEARD

Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Rennes, 35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

La méthode des points contacts a été utilisée pour tenter d'évaluer la biomasse des pelouses de Paimpont.

L'évolution globale de la végétation suivie le long de lignes permanentes est comparée avec l'évolution globale de la biomasse.

La biomasse des espèces peut être estimée à partir de leurs coefficients de fréquence.

L'étude de la recolonisation végétale et de l'évolution de la biomasse des pelouses de Paimpont (35) après incendie pose des problèmes particuliers. Ce sont des formations pionnières qui présentent une microhétérogénéité due à la répartition par plaques de certaines espèces. Ces pelouses ont une superficie restreinte et la détermination de la biomasse par les méthodes destructrices de coupe et récolte sont nécessairement à limiter au maximum.

Il était donc intéressant d'essayer d'appliquer une méthodologie non destructrice permettant d'évaluer la biomasse de ces pelouses et l'évolution de leur croissance.

De telles études ont déjà été menées dans des formations herbacées denses (JACQUARD *et al.*, 1968; POISSONET P. *et J.*, 1969; LONG *et al.*, 1970...) et

SUMMARY

Utilization of the squarred point method for the estimate of the biomass of the grasswards

The squarred point method has been utilised to try to estimate the biomass of the grasswards of Paimpont.

The global evolution of the vegetation studied along permanent lines is compared to the global evolution of the biomass.

The biomass of the species can be estimated from their frequency coefficients.

dans des milieux steppiques (C.R.B.T, 1978) Elles allient la méthode classique de détermination de la biomasse végétale par coupe et récolte sur une surface donnée à la méthode des points quadrats préconisée initialement par CANFIELD (1941).

I. — STATIONS ET MÉTHODES

1. LES STATIONS.

Trois stations ont été retenues pour cette étude : deux pelouses jeunes aux lieux-dits Roc Fermu et Tiot qui ont été détruites par les incendies de 1976 et une pelouse âgée près de la Pinçais en face de la station biologique de Paimpont (Ille-et-Vilaine). Ces

stations et leur végétation ont déjà été décrites à plusieurs reprises (BEAUVAIS, 1979; CLEMENT et TOUFFET, 1978; FORGEARD et TOUFFET, 1979). Nous ne rappellerons donc ici que brièvement leurs caractéristiques.

Les sols de ces pelouses sont de type ranker ou sol brun acide très peu évolué; leur profondeur varie selon les stations : 2 à 10 cm à Tiot, 5 à 15 cm à Roc Fermu, 5 à 13 cm à la Pinçais. La topographie correspond toujours à une pente, elle est moins accentuée à Roc Fermu (5 à 6 %) que dans les deux autres stations (17 à 19 % à Tiot, 14 à 16 % à la Pinçais). La végétation initiale est une pelouse à *Cladonia gr. impexa* rattachée au *Festuco trachyphyllae* — *Sedum anglici typicum* Clément et Touffet, 1977 à Tiot, au *Festuco trachyphyllae* — *Sedum anglici agrostidetosum* Clément et Touffet, 1977, à Roc Fermu et à la Pinçais.

2. — LES MÉTHODES.

a) Méthode destructive.

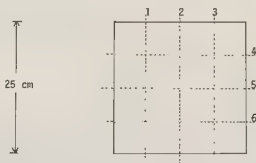
La détermination de la biomasse a été faite par coupe et récolte sur 10 carrés contigus de $0,25 \times 0,25$ m. Le matériel est trié par espèce, séché à 65° jusqu'à poids constant et pesé. Les récoltes sont faites tous les deux à trois mois en 1978 et début 1979.

b) Méthode non destructive.

La méthode des points quadrats a été utilisée de deux façons :

— Des lignes permanentes de 20 m de longueur ont été matérialisées sur les deux pelouses jeunes. La lecture est faite périodiquement tous les 10 cm en notant les espèces touchant le fil de la baguette et le nombre de contact pour chacune. Contrairement à la méthode des carrés de lecture ces longues lignes recoupent la microhétérogénéité par plaque de ces pelouses et en donnent donc une image plus globale, elles ont pour but de mettre en relation l'évolution de la biomasse au cours de l'année et l'évolution du recouvrement des espèces.

— Sur les carrés de prélèvements de biomasse, avant la coupe, six lignes sont installées selon le schéma ci-après. La lecture est faite tous les trois cm ce qui correspond à 54 points de lecture pour chaque carré. A chaque point de lecture sont relevés comme précédemment la présence des espèces et le nombre de contacts pour chacune. Cette méthode a pour but d'établir une corrélation et des abaques entre la biomasse et la fréquence des espèces.



— Les coefficients de fréquence utilisés sont :

- La fréquence relative (FR) d'une espèce qui est le pourcentage de points où l'espèce a été rencontrée par rapport au nombre de points de lecture.

- La fréquence contact (FC) d'une espèce qui est le nombre total de contacts de l'espèce par rapport au nombre de points de lecture.

- La contribution spécifique présence (CSP) qui est le rapport de la fréquence spécifique d'une espèce à la somme des fréquences de toutes les espèces.

- La contribution spécifique contact (CSC) qui est le rapport du nombre de contacts d'une espèce à la somme des contacts de toutes les espèces.

Tous ces coefficients sont exprimés en pourcentage.

II. — RÉSULTATS

1. COMPARAISON DES DEUX MÉTHODES NON DESTRUCTIVES.

a) Les lignes permanentes donnent deux séries d'informations : elles permettent d'une part de com-

parer l'évolution du recouvrement total de la végétation et celle de sa biomasse globale et d'autre part d'établir des corrélations au niveau des espèces entre les coefficients de fréquence et les biomasses.

Ces corrélations spécifiques peuvent également être obtenues à partir des carrés de lectures.

Il est donc nécessaire dans un premier temps de comparer ces deux méthodes pour établir celle qui donne de meilleurs résultats.

b) Les coefficients de corrélation et les équations des droites de régression calculés sur les lignes permanentes pour *Agrostis tenuis* et *Erica cinerea* sont reportés sur le tableau 1.

Pour *Agrostis tenuis* (tableau 1a) les corrélations calculées sont significatives au seuil de 5 %. C'est entre la biomasse et la fréquence relative que la corrélation est la meilleure ($r = 0,963$). Les droites de régression ainsi établies permettent d'évaluer à partir d'une simple mesure de fréquence, de CSP ou de CSC la biomasse d'*Agrostis tenuis* dans la station de Roc Fermu.

Cette étude peut être étendue à toutes les espèces de ces pelouses. Le nombre de couples (biomasse-coefficient de fréquence) nécessaires à établir une droite de régression avec un coefficient de corrélation significatif dépend de l'abondance et du mode de répartition de l'espèce. Moins l'espèce sera abondante, plus le nombre de couples nécessaires sera élevé. Dans le cas d'*Agrostis tenuis* cinq couples se sont révélés suffisants, par contre pour *Erica cinerea* à Tiot (tableau 1 b) il faut plus de cinq couples pour établir de façon satisfaisante un abaque puisque les coefficients de corrélation ne sont que de 0,800 pour biomasse-FR, 0,766 pour biomasse-CSP et 0,776 pour biomasse-CSC. Pour les autres espèces étudiées, nous n'avons pas obtenu de résultats significatifs au seuil de 5 % par cette méthode.

c) Les corrélations entre la biomasse et la fréquence relative obtenue sur les carrés de lectures pour les principales espèces des pelouses de Tiot et de Roc Fermu sont présentées dans le tableau 2.

Pour *Agrostis tenuis* et *Agrostis setacea* à Roc Fermu et pour *Erica cinerea* et *Sedum anglicum* à

Tiot, les coefficients de corrélation sont significatifs au seuil de 5 % pour cinq couples de données. Cette méthode semble donc plus fiable malgré la micro-hétérogénéité des stations que la méthode alliant les lignes permanentes aux placettes de coupe. Elle a donc été choisie pour l'établissement des abaques sur l'ensemble des pelouses étudiées.

2. COMPARAISON DE L'ÉVOLUTION DE LA BIOMASSE GLOBALE DES PELOUSES ET DU RECOUVREMENT SUR LES LIGNES PERMANENTES.

La comparaison entre l'évolution de la biomasse globale des pelouses, le recouvrement et le nombre total de contacts enregistrés sur les lignes permanentes est représentée sur la figure 1.

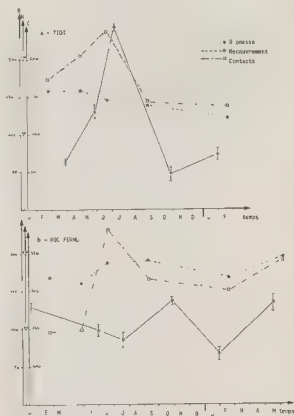


FIG. 1. — Evolution de la biomasse (g/m²) du recouvrement (%) et du nombre de contacts dans les pelouses de Faimpont.

TABLEAU 1

Corrélation entre la biomasse et les paramètres de fréquence établis sur les lignes permanentes d'*Agrostis tenuis* à Roc Fermu et d'*Erica cinerea* à Tiot.

a - Données pour <i>Agrostis tenuis</i> à Roc Fermu						Effectif
Biomasse g/m ²	11,91	28,72	28,57	31,84	37,78	5y
FR	12,00	21,60	26,00	24,20	29,00	5x
CSp	11,80	18,20	20,60	18,00	20,00	5x
CSC	11,80	15,80	18,80	18,60	19,00	5x
Corrélation	droite de régression		coefficient de corrélation			
Biomasse/FR	y = 1,427x - 4,427		r = 0,963			
Biomasse/CSp	y = 2,469x - 15,986		r = 0,897			
Biomasse/CSC	y = 2,870x - 20,452		r = 0,921			

b - Données pour <i>Erica cinerea</i> à Tiot						Effectif
Biomasse g/m ²	1,59	1,93	49,24	8,48	26,55	5y
FR	4,60	7,60	9,40	6,40	9,00	5x
CSp	5,20	7,20	10,00	9,10	9,10	5x
CSC	5,20	7,20	10,00	9,00	9,00	5x
Corrélation	droite de régression		coefficient de corrélation			
Biomasse/FR	y = 8,316x - 43,990		r = 0,800			
Biomasse/CSp	y = 8,125x - 48,417		r = 0,766			
Biomasse/CSC	y = 8,339x - 49,821		r = 0,776			

A Tiot (fig. 1 a) l'évolution de la biomasse est comparable à l'évolution du nombre total de contacts. La biomasse maximale se situe en juillet 1978 (243 g/m²) et est liée surtout au développement de *Sedum anglicum*, de *Polytrichum juniperinum* et *Polytrichum piliferum*, d'*Agrostis tenuis* et d'*Erica cinerea*. C'est aussi pour ces espèces que l'on enregistre sur la ligne permanente le plus grand nombre de contacts (respectivement 67, 21 pour les deux

TABLEAU 2

Corrélation entre la biomasse et la fréquence relative établie sur les carrés de lecture des principales espèces des pelouses de Roc Fermu à Tiot.

a - Données pour <i>Agrostis tenuis</i> à Roc Fermu						Effectif
Biomasse g/m ²	90,46	2,57	12,25	24,12	51,08	5x
FR	57	1	24	15	20	5y
y = 1,637x - 4,174						r = 0,887

b - Données pour <i>Agrostis setacea</i> à Roc Fermu						Effectif
Biomasse g/m ²	21,17	34,71	8,46	78,86	77,47	5x
FR	31	28	26	72	63	5y
y = 1,424x - 18,522						r = 0,955

c - Données pour <i>Erica cinerea</i> à Tiot						Effectif
Biomasse g/m ²	4,40	20,25	35,48	73,90	15,74	5x
FR	7	22	50	24	11	5y
y = 0,638x + 5,408						r = 0,945

d - Données pour <i>Sedum anglicum</i> à Tiot						Effectif
Biomasse g/m ²	40,34	22,77	46,36	55,66	15,12	5x
FR	39	14	32	39	18	5y
y = 1,264x + 0,153						r = 0,887

Polytrichum, 43 et 23). Au cours de l'été et de l'automne la végétation s'est desséchée et est déterrée par l'importante érosion qui se produit sur cette pente. Il y a donc une régression simultanée de la biomasse, du nombre de contacts et également, mais de façon moins sensible, du recouvrement.

A Roc Fermu (fig. 1 b), la corrélation entre l'évolution de la biomasse et le nombre de contacts est plus difficile à établir. Au niveau de la ligne perma-

nente, il y a eu une augmentation du nombre de contacts à la fin du printemps et au début de l'été 1978, due essentiellement au développement d'*Agrostis setacea* et d'*Aira praecox*, ce qui ne s'est pas vérifié au niveau des prélèvements de biomasse. Ceci est probablement dû à la microhétérogénéité de cette station. Après l'été 1978, la régression de la pelouse due au dessèchement, puis la reprise de la végétation au début du printemps 1979 se traduisent par une évolution parallèle de la biomasse, du nombre de contacts et du recouvrement.

Il est donc possible d'établir un parallèle entre la biomasse végétale et le nombre de contacts qui chiffre le biovolume de la végétation. Toutefois, l'aire d'étude doit être parfaitement homogène et présenter une répartition régulière de toutes les espèces.

3. ÉTABLISSEMENT DES CORRÉLATIONS ENTRE LA BIOMASSE ET LA FRÉQUENCE DES PRINCIPALES ESPÈCES DES PELOUSES.

Six espèces ont été étudiées, il s'agit de : *Agrostis tenuis*, *Agrostis setacea*, *Festuca ovina trachyphylla*, *Hypericum linarifolium*, *Sedum anglicum* et *Erica cinerea*. Les prélèvements de biomasse ont été faits dans les trois stations de Tiot, Roc Fermu et La Pinçais, à plusieurs reprises au cours de l'année 1978.

Les courbes obtenues sont représentées sur la figure 2. Elles sont établies en notant en ordonnées la biomasse en g/m² de l'espèce dans un carré de prélèvement à un temps t, et en abscisse le coefficient FC qui donne une meilleure corrélation que le coefficient FR.

Tous les coefficients de corrélation sont significatifs au seuil de 1 %. Ils sont meilleurs pour les trois Graminées et *Hypericum* et un peu moins pour *Erica cinerea* et *Sedum anglicum*. Pour chacune de ces six espèces il est donc possible d'établir à partir de la courbe de régression un abaque type donnant par simple lecture la biomasse correspondant au coefficient FC.

En résumé, l'évolution globale de la végétation suivie le long des lignes permanentes rend compte de l'évolution globale de la biomasse. Les lectures de fréquence, rapides et non destructrices, peuvent être répétées plusieurs fois au cours de l'année, les prélèvements de biomasse étant effectués avec une périodicité plus longue.

Pour estimer la biomasse d'une espèce à partir de son coefficient de fréquence, l'utilisation des lignes de lecture superposées au carré de coupe donne de meilleurs résultats. L'établissement d'abaque évite ensuite sur le terrain de prélever la végétation et il suffit de lire la fréquence de l'espèce. Le travail se trouve ainsi facilité et abrégé, et la destruction de l'aire d'étude est restreinte.

BIBLIOGRAPHIE

- BEAUVAIS (P.), 1979. — Contribution à l'étude spécifique et phénologique de quelques pelouses de la région de Paimpont. *Mémoire de DEA*, Rennes, 27 p., Ann. 39 p.
- CANFIELD (R.H.), 1941. — Application of the line intercept method in sampling range vegetation. *Journ. Forestry*, 39, 388-394.
- CLEMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1978. — Les pelouses xérophiles autour de quelques affleurements schisteux en Bretagne intérieure. In *Colloques Phytosociologiques, VI. La végétation des pelouses sèches à Thérophytes*, Lille, 1977, J.M. GERU, J. Cramer, Vaduz, 179-189.
- C.R.B.T., 1978. — Rapport phyto-écologique et pastoral sur les hautes plaines steppiques de la Wilaya de Saïda. *Doc. ronéo. C.R.T.B.*, Alger, 256 p.
- FORGEARD (F.) et TOUFFET (J.), 1979. — Les premières phases de recolonisation végétale après incendie dans les pelouses et les landes de la région de Paimpont. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 126, 4, 473-485.
- FORGEARD (F.) et TOUFFET (J.), 1980. — La recolonisation des landes et des pelouses dans la région de Paimpont : évolution de la végétation au cours des trois années suivant l'incendie. *Communication au colloque sur l'Ecologie des landes*, Rennes, juillet 1979, *Bull. Ecol.*, 11, 3.

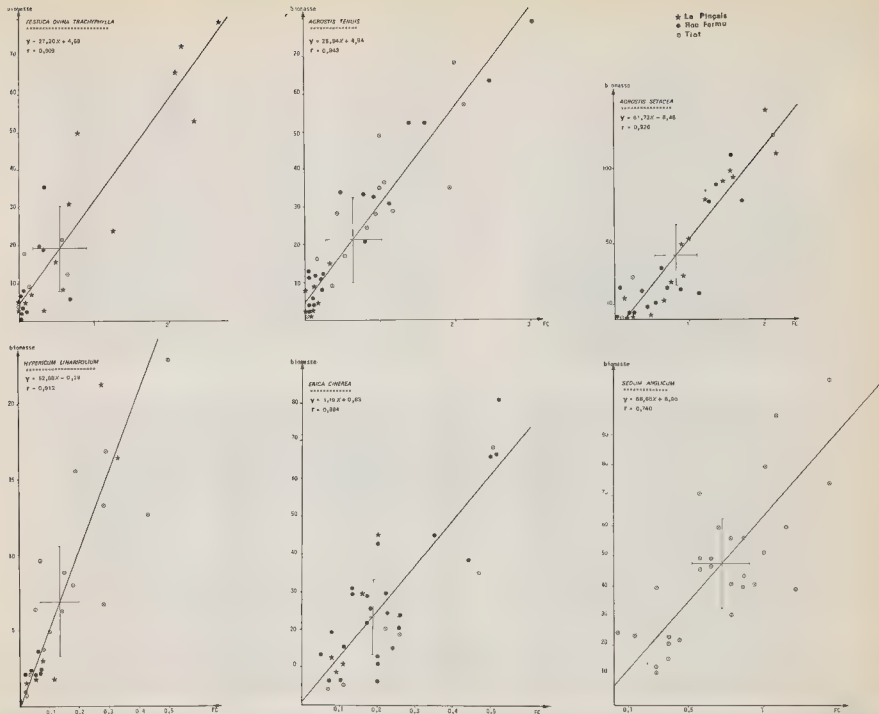


FIG. 2 — Relations entre la biomasse (g/m²) des principales espèces de pelouses et leur fréquence-contact (FC).

- JACQUARD (P.), DAGET (P.), POISSONET (J.) et la ROCHE (G.), 1968. — Expression de l'évolution du potentiel de production et de la composition botanique d'une formation herbacée dense *C.N.R.S.-C.E.P.E.*, Montpellier, doc. n° 47, 22 p.
- LONG (G.), POISSONET (P.), POISSONET (J.), GODRON (M.) et DAGET (P.), 1970. — Méthodes d'analyse par points de la végétation prairiale dense. Comparaison avec d'autres méthodes. *C.N.R.S.-C.E.P.E.*, Montpellier, doc. n° 55, 32 p.
- POISSONET (P.) et POISSONET (J.), 1969. — Etude comparée de diverses méthodes d'analyse de la végétation des formations herbacées denses et permanentes. Conséquences pour les applications agronomiques. *C.N.R.S.-C.E.P.E.*, Montpellier, doc. n° 50, 120 p.

LA STRUCTURE DES BRUYÈRES ET DES AJONCS DU CAP FRÉHEL (CÔTES-DU-NORD) ÉTUDE PONDÉRALE

par Jean-Claude GLOAGUEN

Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Rennes, 35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

A partir de l'importance pondérale des différentes parties des pieds de Bruyères et d'Ajoncs, trois points sont abordés successivement dans cet article : la structure des repousses en fonction de leur âge (jusqu'à six ans), le temps pendant lequel les feuilles peuvent se maintenir en place avant de tomber sur le sol, et enfin l'importance relative des feuilles d'âges différents dans la masse foliaire.

SUMMARY

The structure of the heath and gorse at Cap Fréhel (Côtes-du-Nord, France). Weight study

The knowledge of the weight importance of the different parts of the heath and gorse shoots allows to approach successively three points in this paper : the shoot structure according to their age (up to six years), the maintenance time of the leaves on the shoots before falling to the ground, and lastly the relative importance of the different aged leaves in the leaf mass.

INTRODUCTION

Les landes du Cap Fréhel, situées sur la commune de Fréhel (Côtes-du-Nord), occupent une pointe rocheuse dominant la mer par des falaises d'environ 70 mètres de hauteur. Le substrat géologique est constitué par les « grès de Fréhel » recoupés par des filons de dolérite qui forment des crêtes topographiques parallèles, orientées N-NW-S-SE. Le climat est de type océanique tempéré, avec des amplitudes thermiques faibles; les moyennes des températures minimales des mois les plus froids ne descendent pas au-dessous de 3,2 °C et les moyennes des températures maximales des mois les plus chauds ne dépassent pas 20 °C. Les précipitations annuelles oscillent entre 600 et 700 mm.

Un certain nombre d'unités de végétation ont été définies dans les landes du Cap Fréhel (GLOAGUEN et TOUFFET, 1974). Ce sont essentiellement la lande sèche rase à *Erica cinerea*, *Ulex gallii* et *Calluna vulgaris* et la lande mésophile à *Erica ciliaris* et *Ulex gallii* qui font l'objet de ce travail où trois points seront successivement abordés :

— la structure pondérale des rejets (de un à six ans), à partir du rapport biomasse des rameaux d'un âge donné sur biomasse totale d'un individu, rapport qui permet de déterminer la productivité primaire nette d'une espèce et d'observer son comportement

dans des conditions climatiques particulières comme, par exemple, la sécheresse extraordinaire de 1976;

— le temps de maintien des feuilles sur les rameaux, à partir du rapport biomasse foliaire (1) sur biomasse totale du rameau d'un âge donné, rapport qui permet de déterminer la biomasse photosynthétique d'une espèce connaissant sa productivité primaire nette;

— la structure pondérale de la biomasse foliaire, à partir du rapport biomasse foliaire d'un âge donné sur biomasse foliaire totale d'un individu, rapport qui permet également d'apprécier la biomasse photosynthétique d'une espèce connaissant sa biomasse foliaire totale.

Dans cet article n'est traité que ce qui concerne les valeurs relatives, les valeurs absolues de productivité primaire nette et de biomasse photosynthétique feront l'objet d'un travail ultérieur, ainsi que la production de litière.

MÉTHODES

Les deux types de landes, sèche et mésophile, ont été fauchés sur une surface de 200 m² environ au cours du mois de février 1973. Tous les ans, les rejets sont prélevés au sécateur en fin de période végétative (courant novembre). Le nombre d'individus récoltés pour chaque espèce est de 30 les quatre premières années et de 10 les cinquième et sixième années. Au laboratoire, chaque pied est découpé et les rameaux regroupés année par année; puis les feuilles (ou épines) sont séparées des tiges. Les échantillons sont enfin placés à l'étuve à 65° et pesés.

Ceci nous permet de définir les rapports suivants : biomasse des rameaux d'un âge donné sur biomasse totale d'un individu, biomasse foliaire sur biomasse totale du rameau d'un âge donné, et enfin biomasse foliaire d'un âge donné sur biomasse foliaire totale d'un individu.

(1) Le terme de biomasse est utilisé indifféremment pour les feuilles vivantes comme pour les feuilles sèches.

RÉSULTATS

I. STRUCTURE PONDÉRALE DES REJETS.

Deux espèces ont été suivies en détail dans chacune des stations : *Calluna vulgaris* et *Ulex gallii* en lande sèche, *Erica ciliaris* et *Ulex gallii* en lande mésophile. Les résultats obtenus sont regroupés dans le tableau.

La biomasse des rameaux d'un an (fleurs comprises) peut être assimilée à la productivité primaire nette. Celle-ci est toujours importante par rapport à la biomasse totale de la repousse. Ainsi, à six ans, quelle que soit l'espèce, elle est supérieure au tiers de la biomasse : elle varie de 34,0 % pour *Ulex gallii* en lande sèche à 43,6 % pour *Erica ciliaris*, valeurs voisines de celles citées par FORGEARD (1977) dans la région de Paimpont et par CLÉMENT (1978) dans les Monts d'Arrée. En Ecosse, BARCLAY-ESTRUP (1970) donne, pour *Calluna vulgaris*, une valeur qui est encore de 29 % à neuf ans, alors que MILLER (1979), pour la même espèce, donne 35 % à quatre ans et 21 % à huit ans. Toujours à six ans, les rameaux de deux ans représentent de 19,2 à 28,8 % de la biomasse, ceux de trois ans de 11,9 à 14,2 %, ceux de quatre ans de 7,6 à 10,5 %, ceux de cinq ans de 6,6 à 12,6 % et enfin celui de six ans de 6,0 à 8,9 %. Les différences entre les espèces sont donc faibles et ont tendance à s'atténuer avec l'âge.

L'action d'une sécheresse exceptionnelle (en 1976) sur la croissance des principales espèces des landes peut aussi être mise en évidence. En 1976, les repousses ont quatre ans et la productivité primaire nette, par rapport à la biomasse totale, est comprise entre 39,9 % pour *Erica ciliaris* et 55,7 % pour *Calluna vulgaris*. Les rameaux de deux ans ne représentent que 24,7 et 26,4 % chez *Calluna vulgaris* et *Ulex gallii* en lande mésophile, alors qu'ils atteignent 39,0 et 45,1 % chez *Ulex gallii* en lande sèche et chez *Erica ciliaris*. L'espèce qui semble avoir le plus

TABLEAU

Pourcentage pondéral des différentes parties des rejets en fonction de leur âge
(avec erreur standard)

	Age des différentes parties						Age du rejet (en années)
	1 an	2 ans	3 ans	4 ans	5 ans	6 ans	
<i>Calluna</i>	100						1 (1973)
<i>Calluna</i>	71,2±1,16	28,8±1,16					2 (1974)
<i>vulgaris</i>	57,7±1,55	26,3±1,30	16,1±0,95				3 (1975)
Land	55,7±1,77	24,7±1,37	9,6±0,77	10,1±1,10			4 (1976)
sèche	50,8±1,59	18,9±1,74	14,1±1,49	8,8±0,93	7,3±0,86		5 (1977)
	34,6±2,88	19,2±1,59	14,2±1,32	10,5±1,40	12,6±1,70	8,9±1,14	6 (1978)
<i>Erica</i>	100						1 (1973)
<i>ciliaris</i>	62,5±1,53	37,5±1,53					2 (1974)
Land	65,2±2,23	28,0±1,69	6,8±0,89				3 (1975)
mésophile	39,9±1,80	45,1±1,60	8,5±0,86	6,5±0,89			4 (1976)
	39,1±2,61	21,3±1,62	21,6±2,08	12,3±1,46	5,7±0,62		5 (1977)
	43,6±3,19	23,6±1,61	12,2±1,40	8,7±1,08	6,0±0,84	6,0±1,17	6 (1978)
<i>Ulex</i>	100						1 (1973)
<i>gallii</i>	58,3±1,30	41,7±1,30					2 (1974)
Land	48,9±1,64	31,4±1,27	19,7±1,91				3 (1975)
sèche	44,7±2,56	39,0±2,18	8,9±1,12	7,3±0,71			4 (1976)
	45,1±1,94	15,5±1,19	15,8±1,66	10,9±1,11	12,7±1,63		5 (1977)
	34,0±3,21	28,8±0,83	11,9±1,23	9,4±1,19	8,8±0,84	7,1±1,29	6 (1978)
<i>Ulex</i>	100						1 (1973)
<i>gallii</i>	50,0±1,51	50,0±1,51					2 (1974)
Land	44,1±1,60	29,1±2,01	26,8±2,15				3 (1975)
mésophile	45,0±1,38	26,4±1,61	15,0±1,30	13,6±0,94			4 (1976)
	36,3±3,55	29,4±1,30	16,8±1,64	9,3±1,41	8,2±1,70		5 (1977)
	37,0±3,21	27,1±1,08	14,4±1,73	7,6±1,12	6,6±0,64	7,4±1,46	6 (1978)

souffert de la sécheresse est donc *Erica ciliaris* : le poids des rameaux de un an est inférieur à celui des rameaux de deux ans. *Ulex gallii* en lande sèche paraît également avoir souffert mais à un degré moindre : cette fois les rameaux de un an sont plus lourds que ceux de deux ans, mais seulement de 5,7 %. Cette différence atteint presque 20 % et dépasse même 30 % respectivement chez *Ulex gallii* en lande mésophile et chez *Calluna vulgaris* qui semblent indépendants à l'égard de la sécheresse. Pour cette dernière espèce, ceci pourrait être dû à sa grande tolérance aux déficits hydriques (BANNIS-

TER, 1964 a). Enfin, *Erica cinerea* paraît avoir été favorisée, l'évolution du rapport productivité primaire nette sur biomasse totale de la repousse (en %, avec erreur standard) étant la suivante : à 1 an : 100, à 2 ans : 72,5 ± 1,37, à 3 ans : 66,2 ± 1,20, à 4 ans : 71,2 ± 1,69, à 5 ans : 55,7 ± 1,80 et à 6 ans : 43,3 ± 1,47. La productivité primaire nette en 1976 (à 4 ans) a été importante puisque, relativement, elle est supérieure à celle de 3 ans et qu'elle approche même celle de 2 ans. Ceci pourrait s'expliquer par l'efficacité du système d'absorption de la plante (BANNISTER, 1964 a et b).

En conclusion, dans le cas précis des landes du Cap Fréhel, *Erica cinerea* est favorisée par la sécheresse, *Calluna vulgaris* est indépendante et *Erica ciliaris* défavorisée. Quant à *Ulex gallii*, défavorisé en lande sèche, il est indépendant en lande mésophile : plus profondément enraciné qu'*Erica ciliaris* il a pu utiliser les réserves en eau du sol, plus abondantes en lande mésophile qu'en lande sèche.

II. MAINTIEN DES FEUILLES SUR LES RAMEAUX.

La figure 1 présente l'évolution du rapport biomasse foliaire sur biomasse totale du rameau, en fonction de l'âge de ce dernier, pour les Ajoncs et Bruyères du Cap Fréhel. Pour les espèces déjà citées (*Erica cinerea*, *Calluna vulgaris*, *Erica ciliaris* et *Ulex*

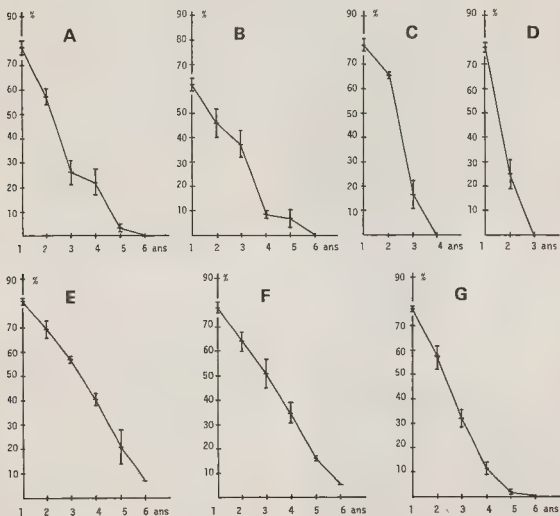


FIG. 1. — Rapport biomasse foliaire sur biomasse totale du rameau (% avec erreur standard) en fonction de l'âge du rameau A. *Calluna vulgaris*, B. *Erica ciliaris*, C. *Erica tetralix*, D. *Erica cinerea*, E. *Ulex gallii*, lande sèche, F. *Ulex gallii*, lande mésophile, G. *Ulex europaeus*.

gallii en deux stations), les calculs ont été effectués selon le protocole suivant : à un an, le rapport obtenu est la moyenne sur six années d'expérience (1973 à 1978), à deux ans, la moyenne sur cinq ans, à trois ans, la moyenne sur quatre ans... A six ans, il correspond à la seule valeur obtenue en 1978, donc sans erreur standard. Pour compléter cet inventaire des Ajoncs et Bruyères du Cap Fréhel, nous avons ajouté deux espèces : une de lande sèche, *Ulex europaeus*, d'environ vingt ans et une de lande humide, *Erica tetralix*, d'une douzaine d'années; et pour avoir une erreur standard du même ordre de grandeur, nous avons prélevé, pour chaque espèce, trois plantes entières qui ont été découpées comme les autres, année par année.

Le rapport biomasse foliaire sur biomasse totale du rameau est très élevé pour les rameaux d'un an chez toutes les espèces : il est de 61,6 % chez *Erica ciliaris* et se situe entre 76,9 et 81,2 % chez toutes les autres espèces. Ce rapport diminue progressivement pour les *Ulex* et aussi pour *Calluna vulgaris* : la chute des feuilles (ou épines) semble donc être relativement régulière et achevée vers cinq ou six ans (sur certains pieds d'*Ulex* on peut parfois observer quelques très rares épines sur les rameaux de sept ans). Notons que chez *Calluna vulgaris* ce ne sont pas les feuilles qui tombent (ou rarement) mais les rameaux (phénomène de décurtation) : GIMINGHAM, 1960 et 1972, MOHAMED et GIMINGHAM, 1970.

Les conclusions sont différentes pour le genre *Erica* où chaque espèce a un comportement propre. Chez *Erica cinerea*, comme l'indique BANNISTER (1965), la chute des feuilles est importante dès la deuxième année et après trois ans les rameaux sont dénudés. Chez *Erica tetralix*, le phénomène est décalé d'un an (alors qu'il ne l'est pas en Grande-Bretagne : BANNISTER, 1966) : la chute est importante la troisième année et les rameaux ne sont dénudés qu'après quatre ans. Enfin, chez *Erica ciliaris*, il semble qu'il faille attendre quatre ans pour constater une importante chute de feuilles qui s'achèverait vers cinq ou six ans comme chez les *Ulex* et *Calluna vulgaris*. Mais pour *Erica ciliaris* la chute du rapport à quatre ans peut s'expliquer d'une autre façon. Nous venons

de voir que c'est cette dernière espèce qui a été la plus sensible à l'exceptionnelle sécheresse de 1976. Il est possible que cette sécheresse ait aussi provoqué la chute prématurée des feuilles de 1975. Dans ce cas, *Erica ciliaris* aurait le même comportement que les *Ulex* et *Calluna vulgaris* : une chute des feuilles relativement régulière et achevée vers cinq ou six ans.

III. STRUCTURE PONDÉRALE DE LA BIOMASSE FOLIAIRE.

La figure 2 présente, pour les Ajoncs et Bruyères du Cap Fréhel, la composition de la masse foliaire globale sur pied d'un individu. Les courbes ont été établies à partir des données de 1978, c'est-à-dire à partir des dix pieds de six ans (1) pour *Erica cinerea*, *Calluna vulgaris*, *Erica ciliaris* et *Ulex gallii* dans les deux stations et à partir des trois plantes entières (comme indiqué dans le chapitre précédent) pour *Ulex europaeus* et *Erica tetralix*. Elles sont assez comparables à celles de la figure 1.

Quelle que soit l'espèce, les feuilles (ou épines) d'un an jouent toujours un rôle prépondérant dans la biomasse foliaire d'un individu. Elles représentent 43,8 % de cette biomasse pour *Ulex gallii* en lande sèche, 50,5 % pour *U. gallii* en lande mésophile, et 54,2 % pour *Ulex europaeus*. Le pourcentage atteint 61,1 % pour *Calluna vulgaris* et est très variable pour les *Erica* : 51,0 % pour *E. tetralix*, 65,5 % pour *E. ciliaris* et 80,6 % pour *E. cinerea*. Il s'agit toujours de feuilles ou d'épines vertes; de plus, à cette masse photosynthétique, il faut ajouter, pour les *Ulex*, les rameaux d'un an qui sont également verts.

Les feuilles de deux ans représentent encore une partie importante de la biomasse foliaire globale sur pied. Le plus souvent, chez les *Ulex*, chez *Calluna vulgaris* et chez *Erica ciliaris*, les feuilles (comme les rameaux) ne sont plus photosynthétiques, par contre,

(1) Après six ans les rameaux sont nus chez toutes les espèces sauf chez *Ulex gallii* où persistent encore quelques rares épines

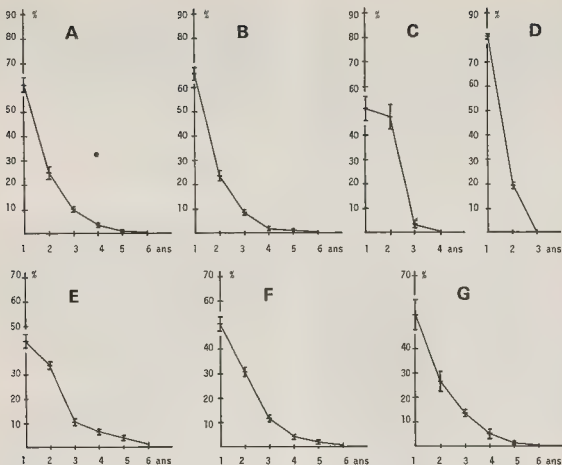


FIG. 2. — Composition de la masse foliaire sur pied d'un individu en fonction de l'âge des feuilles (% , avec erreur standard). A. *Calluna vulgaris*, B. *Erica ciliaris*, C. *Erica tetralix*, D. *Erica cinerea*, E. *Ulex gallii*, lande sèche, F. *Ulex gallii*, lande mésophile, G. *Ulex europaeus*.

celles d'*Erica cinerea* et *E. tetralix* restent vertes (chez cette dernière espèce, à trois ans, les feuilles sont encore plus ou moins vertes). Enfin, les feuilles de trois ans et plus ne représentent plus qu'une faible partie de la biomasse foliaire sur pied.

Remarquons que, pour les *Ulex*, les formes de courbes à six ans (*Ulex gallii*, en lande mésophile notamment) et à vingt ans (*Ulex europaeus*) sont très proches, ceci semblerait indiquer que la composition de la biomasse foliaire sur pied est relativement stable, quel que soit l'âge de l'individu à partir du

moment où les rameaux inférieurs sont nus, soit six ans pour les *Ulex*, *Calluna vulgaris* et *Erica ciliaris*, quatre ans pour *Erica tetralix* et trois ans pour *Erica cinerea*.

CONCLUSION

Les principales conclusions sont les suivantes :
— une sécheresse exceptionnelle (comme celle de

1976) a des conséquences variables sur la croissance des individus, selon l'espèce, d'une part, et selon les conditions écologiques, d'autre part. *Erica cinerea* semble favorisée, *Erica ciliaris* défavorisée, alors que *Calluna vulgaris* paraît indépendante. *Ulex gallii*, défavorisé en lande sèche, est indépendant en lande mésophile;

— la chute des feuilles (aiguilles ou rameaux) est relativement régulière et achevée vers cinq ou six ans pour *Calluna vulgaris*, les *Ulex* et peut-être *Erica ciliaris*. Cette chute est très importante dès la deuxième année pour *Erica cinerea*, il faut attendre la troisième année pour *Erica tetralix* et peut-être la quatrième pour *Erica ciliaris*;

— les feuilles de l'année constituent la majeure partie de la biomasse foliaire sur pied d'un individu, la composition de cette biomasse paraissant relativement stable, quel que soit l'âge du pied.

BIBLIOGRAPHIE

- BANNISTER (P.), 1964a. — The water relations of certain heath plants with reference to their ecological amplitude. II. Field studies. *J. Ecol.*, **52**, 481-497.
- BANNISTER (P.), 1964b. — The water relations of certain heath plants with reference to their ecological amplitude. III. Experimental studies: general conclusions. *J. Ecol.*, **52**, 499-509.
- BANNISTER (P.), 1965. — Biological Flora of the British Isles: *Erica cinerea* L. *J. Ecol.*, **53**, 527-542.
- BANNISTER (P.), 1966. — Biological Flora of the British Isles: *Erica tetralix* L. *J. Ecol.*, **54**, 795-813.
- BARCLAY-ESTRUP (P.), 1970. — The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. II. Changes in biomass and shoot production during the *Calluna* cycle. *J. Ecol.*, **58**, 243-249.
- CLEMENT (B.), 1978. — Contribution à l'étude phytocologique des Monts d'Arrée. Organisation et cartographie des biocénoses. Evolution et productivité des landes. Thèse 3^e cycle, Rennes, 260 p.
- FORGEARD (F.), 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. Thèse 3^e cycle, Rennes, 220 p.
- GIMINGHAM (C.H.), 1960. — Biological Flora of the British Isles: *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *J. Ecol.*, **48**, 455-483.
- GIMINGHAM (C.H.), 1972. — *Ecology of heathlands*. Chapman and Hall, London, 1 vol., 266 p.
- GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1974. — La végétation des landes du Cap Fréhel: étude orientée le long de quelques transects. *Botanica Rhedonica*, série A, **13**, 57-75.
- MILLER (G.R.), 1979. — Quantity and quality of the annual production of shoots and flowers by *Calluna vulgaris* in north-east Scotland. *J. Ecol.*, **67**, 109-129.
- MOHAMED (B.F.) et GIMINGHAM (C.H.), 1970. — The morphology of vegetative regeneration in *Calluna vulgaris*. *New Phytol.*, **69**, 743-750.

ÉTUDE DE LA MINÉRALISATION DE L'AZOTE DANS LES SOLS INCENDIÉS DE LA RÉGION DE PAIMPONT

par F. ROZE et F. FORGEARD

Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Rennes, 35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

Afin de suivre la minéralisation de l'azote dans les sols incendiés de la région de Paimpont et de rechercher le niveau d'activité biologique de ces sols, nous avons utilisé des méthodes d'incubation in vitro et in situ.

Cette première étape de l'étude de la minéralisation a montré que les teneurs en ammoniacale sont nettement supérieures aux teneurs en nitrate; la nitrification est toujours très réduite. L'activité globale des horizons de surface est faible, ce qui correspond vraisemblablement à une destruction de la microflore par le feu.

SUMMARY

In order to study the mineralization of nitrogen in burnt soils in the district of Paimpont and to investigate the level of biological activity in these soils, we have used incubation methods in vitro and in situ.

This first stage of the study of the mineralization shows that the amounts of ammonia are clearly higher than the amounts of nitrate; the nitrification is always very reduced. The global activity in upper layers is small, which can agree probably with a destruction of the microflora by fire.

I. — INTRODUCTION

L'azote est un des principaux éléments nécessaires à la vie dans le sol; sa minéralisation constitue un maillon essentiel des cycles biogéochimiques et traduit l'activité biologique (ou la reprise d'activité) des sols.

Rappelons que la minéralisation de l'azote se déroule en deux étapes principales : l'ammonification, ensemble des réactions de dégradations biologiques de l'azote organique du sol qui aboutit à la libération d'azote ammoniacal; la nitrification, qui aboutit à la production d'azote nitreux puis nitrique (DOMERGUES et MANGENOT, 1970). Les réserves d'azote

dans le sol sont sous forme organique, c'est la vitesse de minéralisation de ce stock qui conditionne la disponibilité pour les plantes.

ELLENBERG (1977) a caractérisé les sols des différentes associations végétales d'Europe centrale par les quantités respectives d'azote ammoniacal et nitrique. En Bretagne les sols acides contiennent généralement une quantité d'azote ammoniacal supérieure à celle d'azote nitrique et se classent parmi les sols à minéralisation faible.

Le feu est généralement considéré comme un processus induisant un appauvrissement du sol en azote. L'incendie détruit une partie de la matière organique et des protéines du sol; il modifie également sa composition micro-biologique (GEHU et GEHU-FRANCK, 1961). La thermorésistance des microorganismes va-

rie suivant les espèces (DOMMERGUES et MANGENOT, 1970).

Il est important, dans le cadre des études effectuées sur la recolonisation des landes après incendie de suivre la minéralisation de l'azote dans les sols incendiés et de rechercher le niveau d'activité biologique de ces sols.

Les processus de minéralisation dépendent en grande partie d'un certain nombre de facteurs tels que les facteurs microclimatiques et la composition de l'atmosphère du sol qui seront étudiés ici.

II. — STATIONS ET MÉTHODES

1. CONDITIONS GÉNÉRALES DES STATIONS.

Les stations choisies sont une pelouse et une lande situées dans l'Ouest de la France (Massif de Paimpont, plateau de Trécesson). La végétation, qui avait précédemment été analysée et cartographiée (FORGEARD, 1977), a été entièrement détruite par une série d'incendies au cours du printemps et de l'été 1976.

La végétation.

La pelouse était, avant incendie, constituée essentiellement de Graminées et se rattachait au *Festuco-trachyphyllae - Sedetum anglici agrostidetum* Clément et Touffet 1977. Au moment de l'expérience, un an et demi après incendie, la végétation de la pelouse est à peu près reconstituée.

Avant incendie, le plateau était occupé par une lande mésophile haute correspondant à un faciès xéromésophile de l'*Uliceto - Ericetum cinereae* Le Normand 1966. Au début de l'expérience la végétation se compose essentiellement d'un tapis muscinal continu.

Les sols.

Les sols sont établis sur des schistes rouges du Cambrien. La pelouse est installée sur un sol squelettique peu profond (moins de 15 cm) de type ran-ker. Le pH du sol est acide (4,5) et la texture est sablo-limoneuse. Les échantillons sont tous prélevés au même niveau, entre 2 et 10 cm.

Le sol de la lande a une profondeur d'environ 30 cm et appartient au groupe des sols bruns ocreux. Le pH est là aussi acide, la texture est limoneuse. Trois niveaux correspondant aux horizons ont été étudiés : horizon superficiel (— 1 à — 4 cm), moyen (— 4 à — 8 cm), profond (— 10 à — 15 cm).

2. LES MÉTHODES.

Les méthodes d'incubation utilisées ont déjà été appliquées par de nombreux auteurs qui ont étudié divers écosystèmes forestiers (LEMÉE, 1967; LE TACON, 1972; VAN PRAAG et col., 1974; FROMENT, 1977), des garrigues méditerranéennes (BILLES, LOSSAINT et CORTEZ, 1971, 1975) et des prairies de haute altitude (LABROUE et LASCOMBE, 1971; LABROUE et CARLES, 1977).

Incubations in vitro.

Suivant la méthode de LEMÉE (1967) les échantillons ont été tamisés (2 mm) et homogénéisés avant d'être mis en incubation dans des conditions constantes de températures (28 °C) et d'hygrométrie (80 %). Les quantités d'azote minéral sont dosées une fois par semaine pendant six semaines consécutives. Deux séries d'incubations ont été mises en place pour chaque horizon.

Incubations in situ.

En ce qui concerne la minéralisation *in situ*, les méthodes varient selon les auteurs. Pour la présente

expérience, l'incubation est réalisée dans des boîtes de plastique retournées, fermées à la partie inférieure par un tulle de nylon et perforées sur les côtés; elles sont toutes placées au début de l'expérience dans le sol aux niveaux correspondants aux prélèvements. Deux types d'incubations ont été réalisés, les unes sur des sols tamisés (2 mm) et homogénéisés et les autres sur des sols non tamisés. Comme précédemment les incubats ont été doublés; les prélèvements ont été effectués au rythme de un par semaine pendant six semaines.

Extraction et dosages.

L'azote ammoniacal fixé sur le complexe absorbant du sol est déplacé par une solution de K_2SO_4 à la concentration de 35 g/l. Il est dosé par colorimétrie suivant la méthode de BERTHELOT (WEATHERBURN, 1967).

Les nitrates et nitrites sont libres dans le sol : leur extraction est faite à l'eau et leur dosage est effectué par colorimétrie suivant la méthode de GRIESS LOWAY (MORRIS et RILEY, 1963).

Les résultats sont exprimés d'une part en ppm de terre sèche et d'autre part en ppm du carbone total.

Analyse des facteurs mésologiques.

Les températures du sol sont enregistrées avec des thermohygrographes RICHARD. La pluviosité est mesurée suivant le dispositif déjà utilisé pour l'étude du pluviollessivage dans les landes armoricaines (FORGEARD, GLOAGUEN et TOUFFET, 1977).

Les teneurs en eau sont calculées après passage à l'étuve des échantillons pendant 48 h à 105 °C.

Les teneurs en gaz carbonique de l'atmosphère du sol sont suivies dans les incubats tamisés *in situ* et directement dans les horizons correspondants. Les prélèvements de gaz sont effectués par micropompage à la seringue, les dosages sont faits selon la méthode de VERDIER (1975) à l'aide d'un appareil de micro-analyse du type SCHOLANDER, les prises d'échantillons ont été doublées.

III. — RÉSULTATS

1. VARIATIONS DES FACTEURS MÉSOLOGIQUES.

Les résultats concernant les variations microclimatiques enregistrées au cours des six semaines d'expérience sont reportés sur la figure 1.

Pendant la période d'étude, les températures moyennes au niveau du sol et à — 10 cm (fig. 1 a) s'accroissent régulièrement et passent de 11 °C début mai à 17 °C début juin. La pluviosité est inférieure à la normale saisonnière.

La teneur en eau du sol *in situ* (fig. 1 b) diminue sensiblement au cours de l'expérimentation. En six semaines la perte, pour la pelouse, est de 25 % en sol non tamisé, 30 % en sol tamisé. Pour la lande, la dessiccation du sol des horizons superficiel et moyen est beaucoup plus marquée dans les incubats non tamisés (25-30 %) que dans les incubats tamisés (15 %). L'horizon profond perd environ 15 % dans les deux cas.

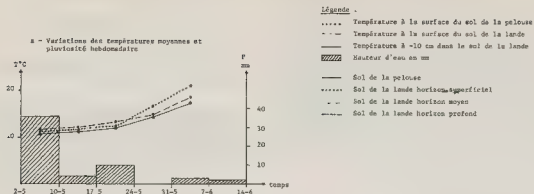
Les teneurs en CO_2 (fig. 1 c) de l'horizon de surface de la lande et de la pelouse sont assez proches et augmentent au cours des six semaines. Pour les horizons moyen et profond de la lande, on note une plus grande variabilité, cependant les teneurs restent toujours supérieures à celles enregistrées dans l'horizon de surface de la lande et même de la pelouse.

2. EVOLUTION GLOBALE DES TENEURS.

Les teneurs en azote ammoniacal ($N-NH_4$) et en azote nitrique ($N-NO_3 + N-NO_2$) de chaque horizon sont portées dans le tableau 1 ainsi que les taux de nitrification correspondants. Les quantités de nitrites sont toujours très faibles par rapport aux quantités de nitrates et n'apparaîtront donc pas.

Ce tableau appelle les commentaires suivants :

— dans les trois séries d'incubations et pour tous les horizons les taux de $N-NH_4$ sont nettement



b Variations de la teneur en eau du sol

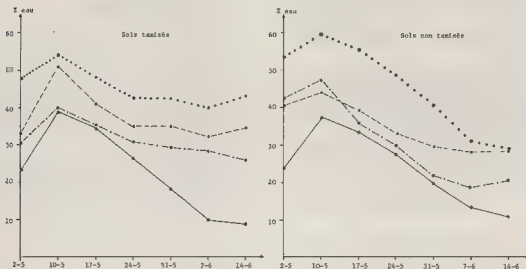
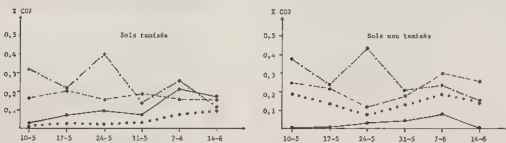
c - Variations du pourcentage de CO₂ dans l'atmosphère du sol

FIG. 1. — Variations météorologiques dans les différents horizons des sols étudiés.

TABLEAU 1

Teneurs en azote ammoniacal et en azote nitrique (valeurs exprimées en ppm du carbone total) et taux de nitrification des sols de pelouse et de lande à différents niveaux durant la période du 2-5-1978 au 16-6-1978 à Paimpont

Station	Dates	Incubats in vitro			Incubats in situ tamisés			Incubats in situ non tamisés		
		NH ₄	NO ₃	Taux de nitrification	NH ₄	NO ₃	Taux de nitrification	NH ₄	NO ₃	Taux de nitrification
Pelouse	2-5	1398	100	0,70	1398	100	0,70	1398	100	0,70
	12-5	2345	288	10,96	439	6	1,52	240	10	4,30
	19-5	2616	509	16,31	285	14	4,79	194	4	2,17
	26-5	3608	284	7,30	1467	31	2,14	305	5	1,62
	2-6	5863	464	7,34	1707	22	1,29	1002	6	0,63
	9-6	5367	261	4,64	1550	31	1,97	1256	6	0,49
	16-6	6359	392	5,81	3475	18	0,56	2523	12	0,50
Lande -1 à -4 cm	2-5	11131	26	0,24	11131	26	0,24	11131	26	0,24
	12-5	6868	12	0,18	1575	5	0,33	3474	24	0,68
	19-5	9292	18	0,20	1757	1	0,10	4505	39	0,87
	26-5	10383	13	0,13	1979	3	0,18	5959	72	0,94
	2-6	11939	8	0,07	2767	1	0,06	5616	133	2,32
	9-6	6181	380	5,80	3414	1	0,03	10000	615	5,79
	16-6	8666	289	3,23	3797	20	0,54	9232	567	5,79
Lande -4 à -8 cm	2-5	12449	182	1,44	12449	182	1,44	12449	182	1,44
	12-5	8711	191	2,15	9506	38	0,40	13278	51	0,38
	19-5	10588	157	1,46	9912	57	0,57	9353	43	0,45
	26-5	12449	202	1,60	8914	133	1,47	9305	59	0,63
	2-6	14698	155	1,05	8558	84	0,97	18606	81	0,31
	9-6	7425	32	0,43	11028	159	1,42	10605	33	0,31
	16-6	14377	28	0,20	10791	120	1,10	11688	48	0,40
Lande -8 à -15 cm	2-5	22095	351	1,56	22095	351	1,56	22095	351	1,56
	12-5	10060	712	6,62	9810	500	4,85	7732	315	3,92
	19-5	10164	590	5,49	8459	330	3,75	7358	352	4,56
	26-5	12928	598	4,43	8002	513	6,02	5092	386	7,05
	2-6	15693	482	2,98	6692	644	8,78	6298	442	6,56
	9-6	26813	380	1,40	11827	530	4,28	6298	417	6,22
	16-6	16295	471	2,81	7212	600	7,68	6069	540	8,17

supérieurs aux taux de $N-NH_4 + N-NO_3$. Le pourcentage d'ammonium est toujours supérieur à 90 % de l'azote minéral total;

— quelles que soient les conditions d'incubations, c'est dans le sol de la pelouse que les quantités d'azote ammoniacal sont les plus faibles;

— en ce qui concerne le sol de la lande, les plus faibles quantités de $N-NH_4$ sont mesurées dans l'horizon supérieur. Cet horizon de surface offre donc des résultats comparables, quoique nettement supérieurs, à ceux de la pelouse. Dans ce sol incubé *in situ* les plus fortes valeurs de $N-NH_4$ sont mesu-

rées dans l'horizon moyen;

- les teneurs en azote nitrique des horizons de surface et moyen de la pelouse et de la lande sont nettement inférieures à celles de l'horizon profond de la lande;

- le taux de nitrification est généralement inférieur à 10 % dans tous les horizons quel que soit le type d'incubation.

La comparaison des résultats des incubations concernant les sols tamisés expérimentés *in vitro* et *in situ* montre que :

- pour les horizons supérieurs (lande et pelouse) les résultats *in vitro* sont toujours très supérieurs aux résultats *in situ*;

- dans l'horizon moyen de la lande, pour $N-NH_4$ les résultats sont du même ordre dans les deux protocoles considérés; pour $N-NO_3$ ils sont plus variables;

- l'horizon profond du sol de la lande possède davantage de $N-NH_4$ dans le cas des essais *in vitro*; la teneur en $N-NO_3$ est équivalente *in vitro* et *in situ*.

La comparaison globale des résultats *in situ* sur sol tamisé et non tamisé montre que :

- dans le sol de la pelouse les teneurs en $N-NH_4$ et $N-NO_3$ sont très faibles mais légèrement supérieures dans les sols tamisés;

- dans l'horizon supérieur du sol de la lande les teneurs en $N-NH_4$ et surtout en $N-NO_3$ sont supérieures dans les incubations non tamisées; le taux de nitrification est dans ce cas nettement plus grand qu'en sol tamisé;

- dans l'horizon moyen du sol de la lande le taux de nitrification est plus élevé en sol tamisé alors que dans l'horizon profond il est équivalent dans les deux cas.

3. EVOLUTION AU COURS DES SIX SEMAINES.

L'évolution au cours des six semaines d'incubation des teneurs en azote ammoniacal et nitrique, exprimées en ppm de terre sèche, est représentée sur la figure 2.

Incubations in vitro sur sol tamisé (fig. 2 a).

Durant les quatre premières semaines, la phase de réorganisation se traduit par une diminution suivie d'une accumulation d'azote ammoniacal. Généralement ce phénomène se modifie à partir de la cinquième semaine.

Les quantités de NO_3 varient peu dans les horizons supérieur et moyen de la lande pendant les quatre premières semaines d'incubation alors que l'horizon profond subit une réorganisation marquée. A partir de la cinquième semaine la teneur en NO_3 augmente très nettement dans l'horizon supérieur et diminue dans l'horizon moyen. Dans la pelouse ces teneurs sont relativement stables.

Incubations in situ sur sol tamisé (fig. 2 b) et non tamisé (fig. 2 c).

Les quantités de $N-NH_4$ augmentent de façon assez régulière dans le sol de la pelouse. Pour les différents horizons de la lande après une diminution marquée au cours de la première semaine, les teneurs en $N-NH_4$ ont tendance à augmenter dans l'horizon supérieur, elles sont plus ou moins stables dans les horizons moyen et profond.

Dans l'horizon moyen du sol de la lande la variation des teneurs en $N-NO_3$ témoigne d'une réorganisation alors que dans les horizons supérieur et inférieur il y a accumulation de nitrates au cours du temps.

IV. — DISCUSSION

Les teneurs en azote minéral des sols étudiés (30 à 800 ppm) sont comparables à celles d'autres milieux comme la Pessière de Mirwart dans les Ardennes belges (30 à 500 ppm) (FROMENT, 1977). Les quantités d'azote nitrique sont cependant encore plus faibles dans nos sols; le taux de nitrification varie de 0,2 à 8 contre 5 à 14 à Mirwart.

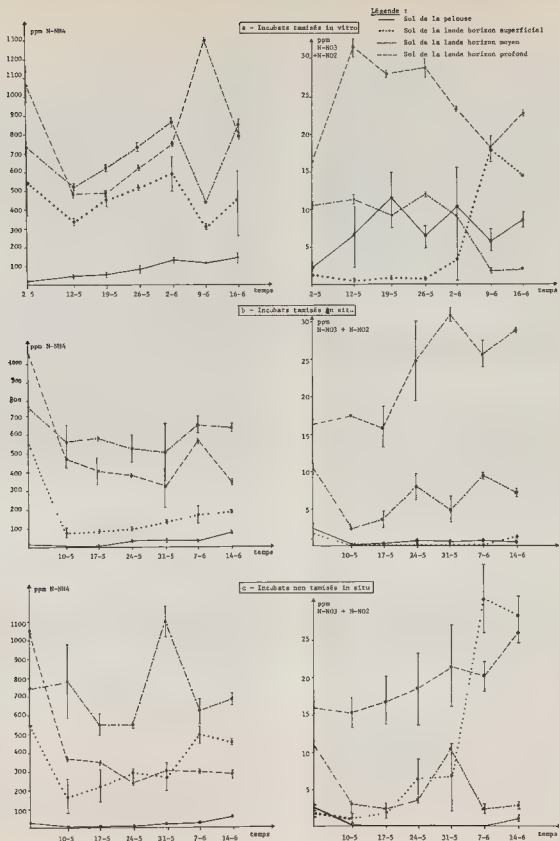


FIG. 2. — Variations des teneurs en N-NH_4 et $\text{N-NO}_3 + \text{N-NO}_2$ pendant 6 semaines d'incubation *in vitro* et *in situ*.

Les quantités de $N-NO_3$ mesurées dans les sols de Paimpont sont légèrement inférieures à celles des sols alpins du Pic du Midi de Bigorre (LABROUE, LASCOMBES, 1971).

Par rapport aux sols méditerranéens étudiés par BILLES, LOSSAINT et CORTEZ (1971 et 1975), les rapports d'azote nitrique nitreux et ammoniacal sont inversés : nos sols de lande et de pelouse possèdent beaucoup plus de $N-NH_4$ que de $N-NO_3$ à l'inverse des sols de la garrigue.

Les teneurs en $N-NH_4$ et $N-NO_3$ des sols incendiés des pelouses et des landes de Paimpont sont difficilement comparables à celles des litières forestières ou à celles des sols cultivés qui ont été généralement étudiés.

Les conditions de température et d'humidité optimales réalisées *in vitro* ont surtout favorisé l'ammonification.

Les variations des facteurs du milieu peuvent expliquer certaines fluctuations des teneurs en azote minéral

D'une manière générale, l'augmentation des teneurs en azote minéral, *in situ*, peut être mise en parallèle avec l'augmentation de température.

Pour la pelouse, la faible teneur en eau du sol et l'importante amplitude des températures peuvent aussi être responsables de la quantité de nitrates peu élevée.

Dans les horizons supérieurs de la pelouse et de la lande les teneurs en CO_2 de l'atmosphère du sol sont plus faibles que dans les autres horizons et diminuent peut-être la minéralisation. CLARK (1962) signale en effet que le CO_2 serait un facteur limitant, important pour la nitrification.

Pour l'horizon supérieur de la lande, l'augmentation brutale à partir de la quatrième semaine de la teneur en nitrates, observée *in situ* sur sol non tamisé, peut s'expliquer par la pluviosité. BERNIER (1960) et BIRCH (1958) ont en effet montré que la dessiccation, suivie d'une réhumidification libérait des composés solubles, plus fermentescibles, exerçant une action de surface stimulante et accélérant ainsi les processus de minéralisation. En sol tamisé, nous

avons observé des tassements importants qui ont pu empêcher la production de nitrates.

Les taux d'azote minéral élevés et la nitrification plus importante observés pour l'horizon profond de la lande, restent encore sans explication précise.

Une étude de la microflore en place permettrait peut-être d'expliquer ce phénomène. Il est vraisemblable que l'incendie ait davantage affecté la microflore en surface qu'en profondeur. Il faudrait comparer ce sol incendié avec un sol du même type non incendié.

Pour cet horizon profond, les conditions *in situ* semblent assez favorables à une bonne nitrification car l'incubation *in vitro* n'en a pas augmenté le taux.

On peut supposer que les microorganismes aérobie sont plus abondants dans les horizons de surface du sol de la lande, qu'en profondeur. En effet, dans les incubats non tamisés de l'horizon supérieur de la lande où le tassement a été moins marqué qu'en sol tamisé, la nitrification est plus active. LABROUE (1971) avait déjà signalé que le tamisage des échantillons pouvait altérer les conditions d'incubation.

In vitro, les variations des teneurs en $N-NH_4$ au cours du temps peuvent s'interpréter de la façon suivante :

— la diminution de $N-NH_4$ au cours de la première semaine et l'accumulation régulière au cours des trois semaines suivantes correspondent à une réorganisation et à une phase de mise en route des processus;

— les valeurs sont ensuite plus irrégulières ce qui correspond peut-être à une phase de dérèglement due au confinement.

L'expérimentation *in situ* devra être poursuivie sur une période plus longue dans des sols incendiés et non incendiés afin de suivre les variations saisonnières et l'influence du feu.

V. — CONCLUSION

Cette première étape de notre étude sur la minéralisation de l'azote dans les sols incendiés d'une

lande et d'une pelouse de Paimpont a permis de préciser les points suivants :

— les teneurs en ammoniacque sont nettement supérieures aux teneurs en nitrates dans les deux sols;

— la nitrification est plus intense dans l'horizon profond du sol de la lande;

— l'activité globale des horizons de surface est faible ce qui correspond vraisemblablement à une destruction de la microflore;

— les conditions de température et d'humidité *in vitro* ont favorisé de façon très nette l'ammonification. La nitrification est améliorée dans ces conditions pour le sol de la pelouse.

Les résultats, présentés dans cette note, ont permis de cerner certains problèmes propres aux processus de minéralisation de l'azote dans les sols incendiés de lande et de pelouse; de nouvelles expérimentations sont en cours de réalisation.

REMERCIEMENTS : ce travail a été réalisé grâce aux précieux conseils de Messieurs LOSSAINT et BILLES; nous leur exprimons toute notre reconnaissance ainsi qu'à Monsieur TOUFFET qui a eu l'initiative de cette étude.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNIER (B.), 1960. — Observations sur le métabolisme respiratoire de quelques humus forestiers. Université Laval, *Contrib.* 5, Québec, in DOMMERGUES Y. et MANGENOT F., 1970.
- BILLES (G.), LOSSAINT (P.) et CORTEZ (J.), 1971. — L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. II. Minéralisation de l'azote. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 8 (4), 533-552.
- BILLES (G.), CORTEZ (J.) et LOSSAINT (P.), 1975. — Etude comparative de l'activité biologique des sols sous peuplements arbustifs et herbacés de la garrigue méditerranéenne. I. Minéralisation du carbone et de l'azote. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 12 (1), 115-139.
- BIRCH (N.F.), 1959. — Further observation on humus decomposition and nitrification. *Plant and Soil*, 11 (3), 262-286.
- CLARK (F.E.), 1962. — *Intern. Soil Conf., New Zealand, Palmerston*, 173-176. in DOMMERGUES Y., MANGENOT F., 1970.
- CLEMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1978. — Les pelouses xérophiles autour de quelques affleurements schisteux en Bretagne intérieure. *Colloque phytosociologique VI*, Lille, 1977, Cramer J., Vaduz, 177-189.
- DOMMERGUES (Y.), et MANGENOT (F.), 1970. — Ecologie microbienne du sol. Masson, Paris, 796 p.
- ELLENBERG (H. Von), 1977. — Stickstoff als Standortsfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. *Öcol. Plant.*, 12 (1), 1-22.
- FORGEARD (F.), 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. Thèse 3^e cycle, Rennes, 246 p.
- FORGEARD (F.), GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1979. — Interception des précipitations et apport au sol d'éléments minéraux par les eaux de pluie et les pluviocessivats dans quelques landes armoricaines. *Bull. Ecol.*, 10 (1), 29-41.
- FROMENT (A.), 1977. — La production annuelle d'azote minéral dans le sol sous pessière (*Piceetum*) à Mirwart. *Productivité biologique en Belgique*. P. DUVI-GNEAUD et P. KESTEMONT, J. Duculot, Gembloux, 335-339.
- GEHU (J.M.) et GEHU-FRANCK (J.), 1961. — Evolution de la microflore totale dans le sol de quelques types de landes armoricaines, après incendie. *Ann. Inst. Pasteur*, 100, 545-548.
- LABROUE (L.) et CARLES (J.), 1977. — Le cycle de l'azote dans les sols alpins du Pic du Midi de Bigorre (Hautes-Pyrénées). *Öcol. Plant.*, 12 (1), 55-77.
- LABROUE (L.) et LASCOMBES (G.), 1971. — Minéralisation de l'azote organique dans les sols alpins du Pic du Midi de Bigorre. *Öcol. Plant.*, 6 (3), 247-270.
- LEMÉE (G.), 1967. — Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans les humus forestiers *in situ*. *Öcol. Plant.*, 2 (4), 285-324.
- LE TACON (F.), 1972. — Disponibilité de l'azote nitrique et ammoniacal dans certains sols de l'Est de la France. Influence sur la nutrition et la croissance de l'Épicéa commun (*Picea abies* Karst.). *Ann. Sci. forest.*, 30 (2), 183-203.
- MORRIS (A.W.) and RILEY (J.P.), 1963. — Determination of nitrate in sea water. *Analyt. Chim. Acta*, 29, 272-279.

- VAN PRAAG (J.), WEISSEN (F.), BRIGODE (N.) et DUFOUR (J.), 1974. — Evaluation de la quantité d'azote minéralisé par an, dans un sol de Hêtraie ardennaise. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, **107**, 137-145.
- VERDIER (B.), 1975. — Etude de l'atmosphère du sol. Eléments de comparaison et signification écologique de l'atmosphère d'un sol brun calcaire et d'un sol lessivé podzolique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **12** (3), 591-626.
- WHEATHEABURN (M.W.), 1967. — Phenol-hypochlorite reaction for determination of ammonia. *Analytical Chemistry*, **39** (8), 971-974.

LA RECOLONISATION DES LANDES ET DES PELOUSES DANS LA RÉGION DE PAIMPONT. ÉVOLUTION DE LA VÉGÉTATION AU COURS DES TROIS ANNÉES SUIVANT L'INCENDIE

par F. FORGEARD et J. TOUFFET

Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Rennes, 35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

La recolonisation végétale a été suivie depuis les incendies de 1976 dans quatre stations du Massif de Paimpont (deux landes et deux pelouses) par la méthode des points quadrats.

Nous avons pu observer quatre types de recolonisation différente qui s'expliquent par la nature de la végétation avant incendie, la survie des semences préexistantes, les possibilités de recolonisation à partir des groupements voisins, les caractéristiques du milieu et celles de l'incendie lui-même.

Au cours du printemps et de l'été 1976, une grande partie des landes et des pelouses du Massif de Paimpont ont brûlé.

Une étude effectuée l'année suivant l'incendie a permis de préciser les premières étapes et la vitesse de recolonisation du tapis végétal (FORGEARD et TOUFFET, 1979) et de la comparer à la végétation

SUMMARY

The recolonization of the heathlands and the grunswards in the district of Paimpont. Evolution of the vegetation through 3 years after fire.

The plant recolonization has been studied since fires of 1976 on four stations in the Massif de Paimpont (Two heathlands and two grunswards) by the squared point method.

We can have observing four different recolonization patterns that can be explaining by the character of the vegetation before fire, the survival of the pre-existent seeds, the possibilities of recolonization from neighbouring vegetation, the characteristics of the environment and those of the fire itself.

préexistante qui avait été analysée et cartographiée avant sa destruction (FORGEARD, 1977; CLÉMENT et TOUFFET, 1977). Cette étude préliminaire a été poursuivie et complétée, et nous présentons ici l'évolution de la végétation au cours des trois années suivant l'incendie.

I. — MÉTHODOLOGIE

L'apparition et le développement des différentes espèces végétales ont été suivis le long de quatre lignes permanentes en utilisant la méthode des points quadrats qui a déjà été décrite (LONG et coll., 1970; POISSONET P. et J., 1969; FORGEARD et TOUFFET, 1979). Quelques modifications ont cependant été apportées afin de mieux analyser une végétation dont la complexité s'accroît avec le temps :

— Les lectures sont faites uniquement aux points équidistants de 10 cm. (Les segments compris entre deux points successifs ne sont plus étudiés).

— A chaque point de lecture, le nombre de contacts de chaque espèce par strate de 10 cm est également noté.

Les données recueillies permettent de calculer :

— La fréquence relative (FR) des différentes espèces qui indique leur recouvrement au sol.

— La contribution des espèces due à leur présence (CSP) qui traduit l'importance relative des espèces à différentes périodes.

— La contribution des espèces due à leurs contacts (CSC) qui est le rapport exprimé en pourcentage du nombre de contacts d'une espèce à la somme des contacts de toutes les espèces. Utilisé par strate de 10 cm ce coefficient permet de représenter la structure verticale de la végétation ou des espèces qui la composent.

II. — LES STATIONS

La description complète des stations étudiées ayant déjà été faite, nous rappellerons simplement qu'elles sont toutes situées sur schistes rouges cambriens à la périphérie du massif forestier.

— La ligne 1 est située sur le flanc sud ouest de la Butte de Tiot, la pente est de 20 %, la ligne est perpendiculaire à celle-ci et mesure 20 m de lon-

gueur. Avant incendie cette station était occupée par une pelouse appartenant au *Festuco trachyphyllae-Sedetum anglici typicum* Clément et Touffet, 1977. Le sol est squelettique peu profond (3 à 10 cm) de type ranker.

— La ligne 2 est située au lieu dit Roc Fermu sur une pente de 10 % orientée au sud est. Elle est perpendiculaire à la pente et mesure également 20 m. Avant incendie la végétation était une pelouse rattachée au *Festuco trachyphyllae-Sedetum anglici agrostidetum* Clément et Touffet, 1977. Le sol est de type brun acide peu évolué et a une profondeur de 5 à 15 cm.

— La ligne 3 mesure 30 m et est située sur un replat du versant nord ouest de la Butte de Tiot à l'emplacement d'une sous association : l'*Uliceto europaei-Ericetum cinereae sarothamnetosum* (Forgeard, 1977) em. Clément, Forgeard, Gloaguen et Touffet, 1978. Le sol a une profondeur de 30 à 60 cm et appartient au groupe des sols bruns ocreux.

— La ligne 4 se situe sur le plateau de Trécesson, sur une pente de 2 à 5 % orientée vers le nord est; elle a une longueur de 50 m. Avant incendie ce plateau était occupé par une lande haute correspondant à un facies xéro-mésophile de l'*Uliceto europaei-Ericetum cinereae* (Lemée, 1937) em. Clément, Forgeard, Gloaguen et Touffet, 1978. Comme pour la ligne 3 le sol de type brun ocreux a une profondeur de 30 à 60 cm.

III. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. ÉVOLUTION DU RECOUVREMENT GLOBAL DE LA VÉGÉTATION.

L'évolution du recouvrement global de la végétation établie à partir des pourcentages de points de végétation est représentée sur la figure 1.

Le recouvrement global atteint 100 % dès la fin de la première année pour la ligne 3 (lande haute de Tiot). Sur le plateau de Trécesson, le recouvrement,

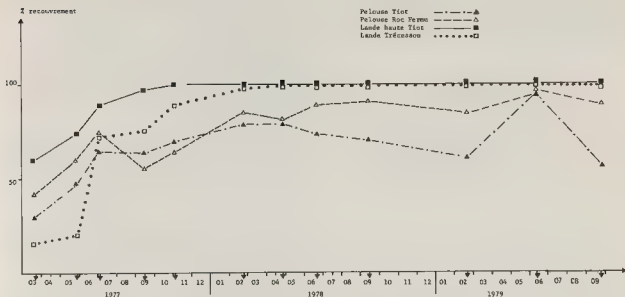


FIG. 1. — Evolution du recouvrement global de la végétation.

très faible lors des premières observations, progresse très rapidement au cours de la première année; il faut cependant attendre la deuxième période végétative (printemps 1978) pour obtenir un recouvrement total.

Pour les pelouses la fermeture du tapis végétal est plus lente et n'est pas encore tout à fait complète trois ans après incendie.

Deux facteurs semblent essentiels dans la vitesse de recolonisation de ces zones incendiées : l'érosion liée aux facteurs topographiques et microclimatiques et le stock de graines dans le sol.

Les pelouses sont beaucoup plus exposées au dessèchement estival et au ruissellement que les landes; ceci a particulièrement été sensible sur la pelouse très en pente de Tiot au cours de l'hiver 1978-1979 et de l'été 1979.

Une étude faite sur le stock de graines viables dans le sol des pelouses de Paimpont (RIVIÈRE,

1979) a montré qu'il y avait plus de graines viables dans la pelouse de Roc Fermu que dans celle de Tiot, ce qui peut aussi expliquer une vitesse de recolonisation un peu plus grande dans la première station citée dont la surface est moins érodée que celle de Tiot.

2. EVOLUTION DE LA VÉGÉTATION DES PELOUSES.

L'évolution des fréquences relatives des principales espèces des pelouses est reportée sur la figure 2. L'évolution des contributions spécifiques (CSP) de l'ensemble des espèces est présentée dans le tableau 1.

Sur ces pelouses deux formes d'évolution se superposent, l'évolution « cyclique » annuelle due aux nombreuses petites thérophytes et l'évolution « linéaire » pluriannuelle due aux espèces pérennes, surtout hémicryptophytes et chamaephytes.

Au cours du premier printemps suivant l'incendie la végétation des pelouses est dominée par des thérophytes, *Mibora minima* et *Aira praecox* à Tiot, *Jasione montana* et *Ornithopus perpusillus* à Roc Fermu (Tableau 1).

TABLEAU 1

Contributions spécifiques des différentes espèces des pelouses de Paimpont.

Tiot	22-3	27-5	5-7	16-9	4-11	24-2	27-4	2-6	12-9	21-2	11-4	19-9
Ligne 1	77	77	77	77	77	78	78	78	78	78	79	79
MUSSES ET LICHENS												
<i>Polytrichum juniperinum</i>	11,3	8,2	8,8	5,7	15,9	20,0	9,3	5,0	3,5	16,5	11,1	11,2
<i>Polytrichum piliferum</i>	-	-	0,5	3,0	4,2	3,0	4,9	5,4	7,0	17,3	71,3	36,2
<i>Cladonia squarrosa</i>	-	-	-	-	0,8	2,4	0,4	-	-	2,7	-	4,3
<i>Compilopha polytrichoides</i>	-	-	-	-	-	3,8	0,5	-	-	4,1	0,5	0,8
THÉROPHYTES												
<i>Alopecurus pratensis</i>	-	35,3	31,0	7,4	5,0	-	-	17,3	3,5	-	12,0	5,7
<i>Artemisia diffusa</i>	-	-	1,0	2,3	-	-	-	1,0	-	-	-	-
<i>Junonia asperifolia</i>	-	-	3,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Agrostis setacea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Urtica dioica</i>	47,6	8,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ononis spinosa</i>	2,4	2,4	-	-	0,6	-	-	-	-	20,1	-	-
<i>Thalictrum flavum</i>	4,7	9,5	5,7	3,3	0,6	-	4,5	4,2	0,7	0,9	0,0	-
GEOMIQUES ET HÉMICRYPTOPHYTES												
<i>Agrostis setacea</i>	9,2	16,3	21,0	24,8	25,2	22,0	18,0	19,8	18,1	15,3	19,0	18,1
<i>Agrostis linifolia</i>	-	1,2	7,7	7,4	7,1	3,5	7,3	8,9	13,4	-	5,5	2,4
<i>Scilla autumnalis</i>	-	-	1,0	1,9	0,8	7,0	1,9	-	-	-	1,4	-
<i>Agrostis setacea</i>	-	-	3,8	2,5	3,6	2,9	3,9	7,7	6,5	5,5	-	-
<i>Festuca trachyphylla</i>	-	-	1,0	4,5	2,0	-	-	-	0,7	0,9	0,0	-
<i>Plantago lanceolata</i>	2,4	-	-	-	4,0	2,4	-	-	-	-	-	-
<i>Epipactis atrorubens</i>	-	-	-	1,7	-	-	-	-	-	-	-	-
CHAMAEPHYTES												
<i>Sedum anglicum</i>	36,2	25,3	19,8	20,5	24,4	26,0	24,4	24,7	26,1	7,2	11,4	6,8
<i>Erica cinerea</i>	-	-	3,0	2,5	2,5	4,8	5,4	6,9	14,8	8,6	9,3	10,8
<i>Ulex europaeus</i>	-	-	7,5	7,5	-	-	-	0,5	1,4	-	8,0	-
ROC FERMU												
Ligne 2												
MUSSES ET LICHENS												
<i>Polytrichum juniperinum</i>	-	-	-	-	2,4	14,0	14,0	3,0	6,1	10,4	8,4	4,8
<i>Polytrichum piliferum</i>	-	-	-	-	-	0,5	0,9	0,6	3,2	2,5	4,9	3,8
<i>Compilopha polytrichoides</i>	-	-	-	-	-	0,9	1,4	-	-	2,3	7,4	3,1
THÉROPHYTES												
<i>Alopecurus pratensis</i>	-	-	-	-	-	24,2	24,0	12,7	25,5	16,6	12,0	-
<i>Artemisia minima</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8,3	1,4	-
<i>Junonia asperifolia</i>	27,1	11,1	17,7	10,2	3,7	17,3	5,3	7,4	4,5	0,7	5,0	0,7
<i>Agrostis setacea</i>	2,7	7,6	6,3	8,4	2,7	1,5	4,7	6,4	5,7	-	-	-
<i>Ononis spinosa</i>	35,1	44,4	22,8	19,0	8,3	4,1	1,4	8,6	-	0,7	0,3	-
<i>Thalictrum flavum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	-	-
GEOMIQUES ET HÉMICRYPTOPHYTES												
<i>Agrostis setacea</i>	10,8	14,3	1,4	24,1	25,4	21,3	11,2	16,0	15,0	15,1	21,7	16,8
<i>Agrostis linifolia</i>	5,4	4,8	8,3	10,2	2,7	14,0	10,6	18,0	21,9	17,3	30,8	21,2
<i>Epipactis atrorubens</i>	10,8	9,5	30,4	3,4	12,7	-	0,5	0,6	0,8	-	0,3	-
<i>Festuca trachyphylla</i>	5,4	1,4	-	2,4	2,3	1,8	2,0	3,7	3,7	2,5	4,8	-
<i>Scilla autumnalis</i>	-	3,2	4,2	-	2,4	12,5	4,2	-	-	-	0,3	-
<i>Agrostis linifolia</i>	-	-	-	-	1,2	7,3	2,3	2,8	8,1	0,7	4,0	-
<i>Junonia asperifolia</i>	-	-	3,4	1,2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plantago lanceolata</i>	-	-	-	-	0,3	0,8	-	-	-	-	-	-
CHAMAEPHYTES												
<i>Sedum anglicum</i>	-	1,4	11,4	19,4	16,4	7,4	7,8	18,4	10,8	11,4	21,4	-
<i>Erica cinerea</i>	-	-	4,2	3,4	4,8	0,3	2,3	5,2	4,5	2,5	2,5	5,4

La dominance de telle ou telle espèce semble dépendre essentiellement de leur abondance dans la station, avant incendie, donc au nombre de graines dans le sol.

A la fin de la première saison végétative, alors que les thérophytes ont disparu, ce sont des espèces pérennes qui deviennent dominantes : *Agrostis tenuis* et *Sedum anglicum* à Tiot, *Agrostis setacea* et *Erica cinerea* à Roc Fermu.

Au cours de la deuxième et de la troisième année, la fréquence relative et la contribution spécifique des thérophytes sont moins importantes qu'au premier printemps, alors que les hémicryptophytes et les chamaephytes ont un développement de plus en plus grand.

Festuca trachyphylla, espèce caractéristique de ces pelouses, est mieux implantée à Roc Fermu qu'à Tiot où de jeunes plants apparaissent mais ne se maintiennent pas.

Les espèces différentielles de la sous association à *Agrostis tenuis* sont déjà, pour la plupart, mieux développées à Roc Fermu qu'à Tiot (Fig. 2). Il s'agit en particulier de *Agrostis setacea*, *Erica cinerea* et *Ulex europaeus*. L'*Agrostis tenuis* lui-même apparaît moins rapidement mais présente un développement plus régulier à partir du début de la deuxième année dans la station de Roc Fermu.

A Tiot (Fig. 2 b), nous retrouvons au cours de ces premières années une recolonisation conforme aux différentielles floristiques d'avant incendie, avec notamment *Sedum anglicum*, *Polytrichum piliferum* et *Polytrichum juniperinum* dont les fréquences relatives et les contributions spécifiques élevées correspondent à la dominance phytosociologique qu'ils confèrent à cette pelouse.

3. EVOLUTION DE LA VÉGÉTATION DES LANDES.

L'évolution de la fréquence relative des principales espèces est reportée sur la figure 3. L'évolution des contributions spécifiques de l'ensemble des espèces est présentée dans le tableau 2.

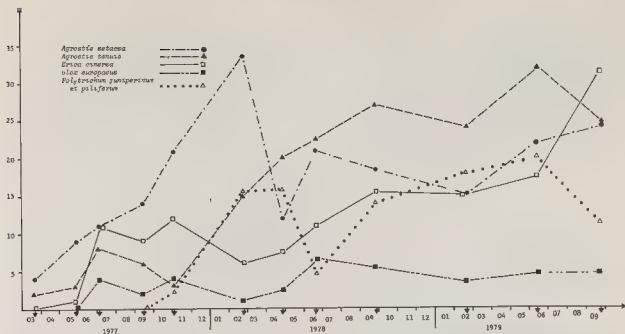


FIG. 2a. — Evolution de la fréquence relative des principales espèces de la pelouse de Roc Fernu.

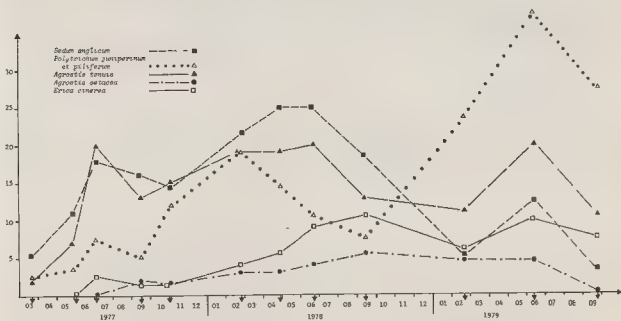


FIG. 2b. — Evolution de la fréquence relative des principales espèces de la pelouse de Tirot.

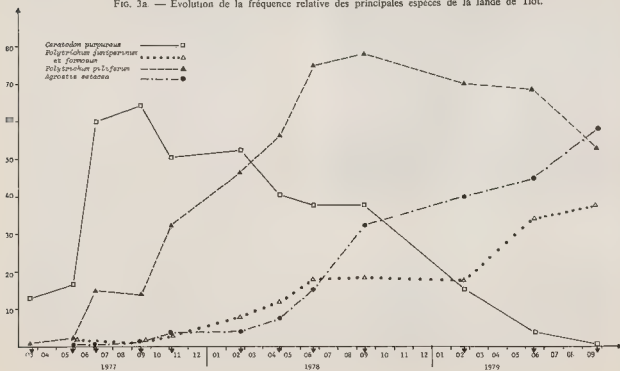
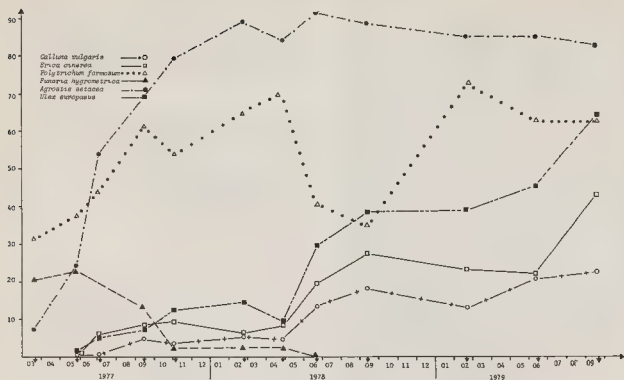


TABLEAU 2

Contributions spécifiques des différentes espèces des landes de Paimpont.

Tiot ligne 3	22-3 77	27-5 77	6-7 77	16-9 77	14 78	24-2 78	27-4 78	25-6 78	24-7 79	27-9 79	4-10 79	25-9 79
MOUSSES ET LICHÈS												
<i>Funaria hygrometrica</i>	32,1	25,1	4,0	8,1	1,2	1,3	1,3	-	-	-	-	0,7
<i>Oxetodon purpureus</i>	1,0	-	2,4	2,5	6,8	4,5	0,2	-	-	-	-	-
<i>Polytrichum commune</i>	49,2	42,4	36,0	36,8	20,2	32,1	33,4	13,7	14,8	29,8	20,3	21,7
<i>Polytrichum piliferum</i>	-	-	-	-	-	0,1	5,9	-	-	-	-	-
THIOPHYTES												
<i>Aster prostratus</i>	-	0,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juncus bulbosus</i>	-	0,4	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GRAMINÉES ET HÉMICRYPTOPHYTES												
<i>Agrostis setacea</i>	1,8	27,5	44,2	37,2	44,4	43,8	40,2	43,8	38,6	35,1	42,9	29,0
<i>Agrostis canina</i>	5,7	-	5,0	-	1,2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deschampsia flexuosa</i>	-	0,4	-	1,6	0,5	0,5	0,5	2,9	3,6	0,4	1,1	1,5
<i>Carex corymbosa</i>	-	-	1,0	1,0	2,0	1,0	2,1	1,6	2,3	2,0	0,8	0,5
<i>Phragmites australis</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,2	0,1	-	-	-
<i>Helictotrichon squarrosum</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,2	-	-	-	-
CHAMÉPHYTES ET PHANÉROPHYTES												
<i>Ulex europaeus</i>	-	1,8	4,0	4,2	6,5	7,2	4,8	14,2	16,5	10,9	11,5	22,3
<i>Calluna vulgaris</i>	-	0,4	1,0	2,0	2,0	2,2	2,2	6,4	8,0	5,3	6,4	7,9
<i>Erica cinerea</i>	-	5,0	5,2	5,0	2,0	4,0	8,1	12,0	9,7	5,2	15,0	-
<i>Genista tinctoria et pubescens</i>	-	-	-	-	1,2	-	-	1,1	1,4	2,3	1,0	1,4
<i>Ulex minor</i>	-	-	-	-	0,3	0,5	-	0,1	0,1	-	0,3	-
<i>Prunella vulgaris</i>	-	-	0,3	0,8	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ulex minor</i>	-	-	-	-	-	-	-	1,0	-	-	-	-
<i>Salix atrocinerea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3	-
TRÉCESSON												
Ligne 4												
MOUSSES ET LICHÈS												
<i>Oxetodon purpureus</i>	27,5	84,5	79,4	80,9	85,2	45,2	32,7	25,2	19,5	30,2	1,9	-
<i>Polytrichum piliferum</i>	5,7	12,4	19,7	13,0	18,4	40,2	45,4	49,8	40,8	46,5	34,7	50,4
<i>Polytrichum commune</i>	-	1,0	0,7	1,3	3,0	6,5	9,6	11,8	9,5	17,4	17,5	21,3
<i>Funaria hygrometrica</i>	-	-	-	-	-	2,4	4,5	-	-	-	-	-
HÉMICRYPTOPHYTES												
<i>Agrostis setacea</i>	-	2,0	0,5	1,5	3,0	3,4	6,1	10,0	16,7	26,4	29,4	33,2
<i>Genista tinctoria</i>	-	-	0,2	-	-	-	0,2	0,1	0,2	-	0,8	0,2
<i>Genista tinctoria</i>	-	-	-	-	0,4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helictotrichon squarrosum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2	-	0,2	0,3
CHAMÉPHYTES ET PHANÉROPHYTES												
<i>Ulex europaeus</i>	1,4	-	0,3	1,2	1,2	0,5	0,2	0,2	0,4	1,4	0,2	3,7
<i>Erica cinerea et pubescens</i>	-	-	-	1,0	-	-	-	0,5	0,2	0,4	0,5	7,4
<i>Erica cinerea</i>	-	-	-	0,1	-	0,2	1,1	1,9	1,2	2,2	4,0	-
<i>Ulex minor</i>	-	-	-	-	-	-	0,1	1,0	1,7	3,7	8,4	-
<i>Calluna vulgaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3	-
<i>Ulex minor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	-	-	-
<i>Salix atrocinerea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2	-

L'étude préliminaire de la recolonisation des landes incendiées avait montré que l'évolution de la végétation de Tiot et de Trécesson diffèrait surtout par la vitesse de reconstitution du tapis végétal. La lande de Trécesson qui a brûlé de façon beaucoup plus intense et dont la topographie isole des apports extérieurs de graines se recolonise beaucoup plus lentement.

Dans cette station (Fig. 3a) la première phase de recolonisation s'est faite par le *Ceratodon purpureus* qui atteint son maximum de développement à la fin de la période végétative 1977. Il est ensuite concurrencé et remplacé par *Polytrichum piliferum* dont l'optimum de développement se situe à la fin de l'été 1978. La troisième phase est marquée par l'expansion simultanée de *Polytrichum formosum* et d'*Agrostis setacea* qui présents dès 1977, ne prennent une importance phytosociologique dominante qu'après l'été 1978.

Butte de Tiot, (Fig. 3b) la phase muscino-graminéoïde qui correspond phytosociologiquement à la troisième phase d'évolution observée à Trécesson, est très précoce (printemps 1977) et ne dure que quelques mois (jusqu'en juillet 1977). Le début de la deuxième phase, dans cette station, correspond à l'apparition des espèces de la lande *Ulex europaeus*, *Erica cinerea* et *Calluna vulgaris*, à la disparition progressive de *Funaria hygrometrica* et à une croissance importante d'*Agrostis setacea*. Cette phase dure jusqu'en avril 1978. La troisième étape qui débute alors se caractérise par l'extension importante des Bruyères et de l'Ajonc et une stabilité de l'*Agrostis setacea* qui semble avoir atteint son développement maximal.

Dans ces deux stations d'autres espèces sont apparues (Tabl. 2). Leur impact sur le groupement est encore peu important (FR et CSP faible) mais leur présence témoigne de l'évolution potentielle ultérieure de la végétation et à ce titre, elles ne doivent pas être négligées.

Des observations ont été faites dans d'autres landes incendiées en Bretagne (CLÉMENT, FORGEARD et TOUFFET, 1980). Dans les Monts d'Arrée, l'évolution de la recolonisation végétale est très comparable à ce que nous avons observé sur le plateau de Trécesson; mais la vitesse de reconstitution du tapis est encore plus lente et les stades initiaux à *Funaria hygrometrica* mieux développés.

4. EVOLUTION DE LA STRUCTURE VERTICALE DE LA VÉGÉTATION.

L'analyse de la végétation par la méthode des points quadrats permet aussi d'analyser et de suivre l'évolution de la structure verticale à partir des CSC.

L'évolution globale de la structure des landes est représentée sur la figure 4. Pour les pelouses la stratification de 10 en 10 cm n'est pas assez fine pour rendre compte des variations.

A Trécesson, 90 % au moins des contacts sont enregistrés dans la strate 0-10 cm. L'apparition de strates plus élevées (jusqu'à 70 cm) ne donne que peu de contacts et correspond à la croissance en hauteur d'individus isolés (l'*Agrostis*). Cette structure à base très large correspond à des formations très jeunes et très peu évoluées.

A Tiot, la croissance en hauteur de la végétation correspond à une augmentation du nombre de contacts dans les strates supérieures, ce qui donne une structure de type pyramidal à base plus étroite que dans le cas précédent.

L'analyse plus précise de cette organisation verticale révèle une stratégie différente selon les espèces (Fig. 5). L'*Agrostis setacea* a une structure « pyramidale régulière » et occupe surtout les strates inférieures. L'aplatissement noté entre septembre 1978 et février 1979 est lié à la destruction des hampes florales. Par contre *Ulex europaeus* a une structure colonnaire et occupe surtout les strates moyennes. *Calluna vulgaris* et *Erica cinerea* sont encore peu développés mais on peut déjà noter qu'elles ont une structure intermédiaire entre celle de l'*Agrostis* et celle de l'*Ulex* avec une strate 10-20 cm aussi développée que la strate inférieure. *Betula verrucosa*



Fig. 4. — Evolution de la structure verticale de la lande haute de Tiot.

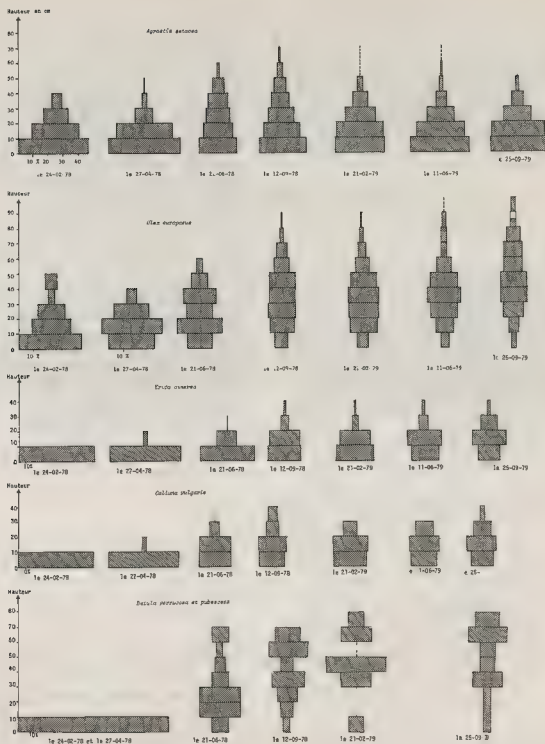


FIG. 5. — Evolution de la structure verticale des principales espèces de la lande haute de Tiot.

tend à occuper surtout les strates moyennes et supérieures.

LEDENT (1976) a utilisé cette méthode des points quadrats et plus précisément la fréquence des contacts entre une aiguille et des surfaces foliaires pour établir des modèles de pénétration de la lumière dans la végétation, et relie ainsi l'analyse de la structure de la végétation par strates et l'intensité photosynthétique.

BIBLIOGRAPHIE

- CLEMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1977. — Les pelouses xérophiles autour de quelques affleurements schisteux en Bretagne intérieure. *C.R. Colloques internationaux de Phytosociologie*, Lille, VI, 177-189.
- CLEMENT (B.), FORGEARD (F.) et TOUFFET (J.), 1980. — Importance de la végétation muscinale dans les premiers stades de recolonisation des landes après incendie. *Communication au Colloque sur l'Ecologie des landes*, Rennes, juillet 1979, *Bull. Ecol.*, **11**, 3.
- FORGEARD (F.), 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. *Thèse 3^e cycle*, Rennes, 246 p.
- FORGEARD (F.) et TOUFFET (J.), 1979. — Les premières phases de recolonisation végétale après incendie dans les pelouses et les landes de la région de Paimpont. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **126**, 4, 473-485.
- LEDENT (J.F.), 1976. — Comment interpréter les fréquences de contact dans l'analyse des surfaces photosynthétiques par la méthode des points quadrats, spécialement dans le cas d'une distribution binomiale négative ? *Biométrie-Praximétrie*, **XVI**, 37-49.
- LONG (G.), POISSONET (P.), POISSONET (J.), GODRON (M.) et DAGET (P.), 1970. — Méthodes d'analyse par point de la végétation prairiale dense. Comparaison avec d'autres méthodes. *C.N.R.S.-C.E.P.E. Montpellier*, doc. n° 55, 32 p.
- POISSONET (P.) et POISSONET (J.), 1969. — Etude comparée de diverses méthodes d'analyse de la végétation des formations herbacées denses et permanentes. Conséquences pour les applications agronomiques. *C.N.R.S.-C.E.P.E. Montpellier*, doc. n° 50, 119 p.
- RIVIÈRE (A.), 1979. — Détermination, stock et répartition au sol, viabilité des semences de quelques pelouses et landes bretonnes. *Mémoire de DEA*, Rennes, 31 p. (17 p. annexes).

IMPORTANCE DE LA VÉGÉTATION MUSCINALE DANS LES PREMIERS STADES DE RECOLONISATION DES LANDES APRÈS INCENDIE

par B. CLÉMENT, F. FORGEARD et J. TOUFFET

Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Rennes, 35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

L'importance des groupements muscinaux dans la recolonisation des landes a été quantifiée dans diverses stations des Monts d'Arrée et du Massif de Paimpont.

L'évolution de la végétation muscinale est suivie le long de lignes permanentes par la méthode des points quadrats qui a permis de reconnaître quatre stades successifs.

L'importance des Bryophytes est quantifiée en terme de biomasse et de productivité primaire nette. Celle-ci varie de 3,5 à 5,4 t/ha dans les groupements monospécifiques la première année de développement. Elle est souvent plus faible dans les groupements plurispécifiques.

L'importance qualitative des groupements muscinaux dans la recolonisation des landes incendiées a déjà été soulignée par de nombreux auteurs, citons en particulier LEMÉE (1938), GEHU (1960), GEHU et GEHU-FRANCK (1960), FROMENT (1975).

En Bretagne les études effectuées après les incendies de 1976 (FORGEARD et TOUFFET, 1979) nous ont permis de mieux apprécier le rôle primordial des Bryophytes et d'analyser la dynamique des groupements muscinaux.

SUMMARY

Importance of the mossgrown vegetation in the first stages of recolonization of heathlands after fire

The importance of the mossgrown groups in the recolonization of the heathlands has been measured in some stations at the Monts d'Arrée and the Massif de Paimpont.

The evolution of the mossgrown vegetation is studied each year along permanent lines by the square point method. It has allowed to recognize four successive stages.

The importance of Bryophytes is measured in terms of biomass and net primary production. This one varies from 3.5 to 5.4 t/ha in monospecific groups the first year of development. It is often lower in plurispecific groups.

Les communautés bryophytiques constituent le premier maillon d'une série de végétation dont il est nécessaire de préciser l'importance quantitative en évaluant leur biomasse et leur productivité.

I. — LES STATIONS

Cette étude a été menée dans deux régions. Dans les Monts d'Arrée, trois stations (une au Roc'h Tré-

vezel et deux au Tuchenn Gador) ont été choisies en tenant compte de la nature de la roche mère et du type de sol qui conditionnaient les groupements végétaux préexistants. Dans le Massif de Paimpont une seule station a été retenue sur le plateau de Trécesson.

Les caractéristiques de ces stations sont présentées dans le tableau 1.

II. — MÉTHODOLOGIE

L'apparition et la succession des différentes espèces muscinales ont été suivies le long de lignes permanentes de 10 à 50 mètres en utilisant la méthode des points quadrats dont la technique a déjà été précisée (FORGEARD et TOUFFET, 1979). Les lectures sont faites chaque année au mois de juin. Les données recueillies permettent de calculer la fréquence relative (FR) de chaque espèce.

L'évaluation des biomasses a été effectuée par prélèvement de trente échantillons de 25 cm³. Les espèces sont triées manuellement, séchées à l'étuve à 65 °C puis pesées. Pour les principales espèces, le sporophyte est isolé du gaméophyte feuillé.

III. — RÉSULTATS

1. EVOLUTION DES GROUPEMENTS MUSCINAUX.

Les résultats présentés dans le tableau 2 concernent l'évolution de la végétation le long de trois lignes permanentes, entre 1978 et 1979 dans les Monts d'Arrée, entre 1977 et 1979 à Trécesson.

Au Tuchenn Gador et au Roc'h Trevezel, *Funaria hygrometrica* a presque totalement disparu en juin 1979. *Ceratodon purpureus* se maintient dans les mêmes proportions de 1978 à 1979, par contre les Polytrichs progressent nettement.

A Trécesson, au niveau de la ligne, *Funaria hygrometrica* n'est pas apparue. La fréquence relative de *Ceratodon purpureus* diminue régulièrement de juin 1977 à juin 1979, date à laquelle il a pratiquement disparu. L'optimum de développement de *Polytrichum piliferum* se situe en 1978, il se substitue au *Ceratodon*. En juin 1979, *Polytrichum piliferum* a régressé lentement alors que *Polytrichum formosum* a sensiblement progressé.

L'étude comparative de la recolonisation des landes incendiées fait apparaître des différences dans la vitesse de reconstitution du tapis végétal, bien que les principales étapes se retrouvent dans les trois stations.

En résumé, quatre stades successifs ont été observés dans les landes bretonnes incendiées : un stade initial à *Funaria hygrometrica* assez fugace et parfois même absent, puis un stade à *Ceratodon purpureus* qui apparaît dès la première année et se maintient deux à trois ans; le troisième stade à *Polytrichum piliferum* a son optimum à partir de la deuxième année; l'apparition du quatrième stade à *Polytrichum formosum* est perceptible trois ans après l'incendie.

Dans les landes tourbeuses profondément incendiées, FROMENT (1975) a observé un stade à *Marchantia polymorpha* et *Ceratodon purpureus* important dans les premiers stades de recolonisation. Dans ces landes, c'est une phase à *Polytrichum commune* qui remplace peu à peu les premières espèces et devient dominante trois ans après incendie.

Nos observations sont donc tout à fait comparables tant au niveau de la succession des genres muscinaux que de la durée des différentes phases à ce qui a été précisé par FROMENT (1975) dans les Hauts Fagnes (Belgique).

2. BIOMASSE ET PRODUCTIVITÉ DES GROUPEMENTS MUSCINAUX.

La biomasse des Bryophytes a été déterminée dans des groupements monospécifiques et plurispécifiques.

Les résultats obtenus sont mentionnés dans le tableau 3.

TABLEAU 1
Caractéristiques des stations

STATIONS	ROCHE MERE	TYPE DE SOL	TOPOGRAPHIE	VEGETATION ANTERIEURE
Roc'h Trevezel	Schistes et quartzites	Sol ocre podzolique	Pente 5% SE	Lande mésophile moyenne
Tuchenn Gador 1	Grès	Podzol humoferrugineux	Replat	Lande mésophile moyenne
Tuchenn Gador 2	Grès	Podzol humoferrugineux	Pente 15% E	Lande mésophile moyenne
Trecesson	Schistes rouges	Sol brun ocreux	Pente 2-5% NE	Lande mésophile haute

TABLEAU 2
Evolution de la fréquence relative des bryophytes le long des lignes permanentes

STATIONS	DATES	<i>Funaria hygrometrica</i>	<i>Ceratodon purpureus</i>	<i>Polytrichum piliferum</i>	<i>Polytrichum formosum</i>	<i>Polytrichum juniperinum</i>
TUCHENN GADOR	juin 78	20	91	-	2	-
	juin 79	2	84	1	10	4
ROC'H TREVEZEL	juin 78	21	72	4	-	5
	juin 79	1	76	8	12	13
TRECESSON	juin 77	-	60	15	2	-
	juin 78	-	38	75	18	-
	juin 79	-	4	68	35	-

2.1. Groupements monospécifiques.

— *Funaria hygrometrica*.

La biomasse de cette espèce (4,4 t/ta) déterminée après un an de croissance, correspond à sa productivité primaire nette. *Funaria hygrometrica* étant une espèce à cycle annuel, la totalité de cette phytomasse va retourner au sol sous forme de litière au cours de l'année suivante. L'analyse de cette population a montré que 87 % des individus portaient un sporophyte; celui-ci représente 47 % de la biomasse totale soit 2,2 t/ha.

— *Ceratodon purpureus*.

A Trecesson, ce groupement atteint une biomasse de 5,2 t/ha à 1 an. Au Tuchenn Gador la biomasse est de 7,1 t/ha à un an et demi. Il s'agit ici d'une espèce pérenne dont nous avons mesuré la productivité primaire nette : 5,4 t/ha/an la première année.

La productivité de ces deux stations est donc du même ordre de grandeur et légèrement supérieure à celle de la Funaire.

Dans la population de *Ceratodon purpureus*, seulement 34 % des individus ont un sporophyte, ce qui représente une biomasse mesurée de 0,9 t/ha qui

TABLEAU 3
Biomasse des groupements pionniers musicaux (t/ha)

	STATIONS	DATES	AGES	<i>Funaria hygrometrica</i>	<i>Ceratodon purpureus</i>	<i>Polytrichum piliferum</i>	<i>Polytrichum formosum</i>	TOTAL
G r o u p e m e n t s p é c i f i q u e s	Trecesson	25-3-78	1 an	4,4				
	Trecesson	25-3-78	1 an		5,2			
	Tuchenn Gador (1)	18-10-78	1 1/2 ans		7,1			
	Trecesson	25-3-78	1 an			3,5		
	Trecesson	19-3-79	2 ans			12,0		
P l u r i s p é c i f i q u e s	Tuchenn Gador (2)	18-10-78	1 1/2 ans	0,7	2,0		0,1	2,8
	Roc'h Trevezel	18-10-78	1 1/2 ans	0,1	4,3	0,2	0,2	4,8
	Trecesson	18-1-78	1 an		2,7	0,7	0,2	3,6
	Trecesson	19-3-79	2 ans		0,8	11,3	0,5	12,6

est la seule litière à retourner au sol pour cette espèce, dans un premier temps.

— *Polytrichum piliferum*.

A un an, la biomasse de la population de *Polytrichum piliferum* est de 3,5 t/ha, à deux ans elle atteint 12,0 t/ha. La productivité nette de la deuxième année est donc de 8,5 t/ha. Les individus de cette espèce n'ont pas produit de sporophyte la première année. Au cours de la deuxième saison végétative

à la même date (tableau 3). La biomasse globale des Bryophytes au Roc'h Trevezel (4,8 t/ha) est presque deux fois supérieure à celle du Tuchenn Gador (2,8 t/ha). Cette différence peut s'expliquer par la composition floristique; en effet *Ceratodon purpureus* est l'espèce la plus productive la première année (5,4 t/ha) et est l'espèce la plus abondante (90 %) au Roc'h Trevezel. Au contraire au Tuchenn Gador, l'importance relative de la Funaire, espèce moins productive rend compte de la faible productivité du groupement.

Nous constatons donc une importante variabilité entre les stations qui correspond le plus souvent à des stades dynamiques différents liés aux conditions écologiques. La pente au Tuchenn Gador a favorisé une plus forte érosion qui a elle même retardé l'implantation des cryptogames.

2.2. Groupements plurispécifiques.

— *Variabilité stationnelle*.

Dans les Monts d'Arrée, nous avons comparé les stations du Tuchenn Gador (2) et du Roc'h Trevezel

— Evolution de la Biomasse dans le temps.

A Trécesson, nous avons suivi l'évolution d'un peuplement bryophytique entre janvier 1978 et mars 1979.

A un an, la biomasse de la communauté est de 3,6 t/ha; quatorze mois plus tard, elle atteint 12,6 t/ha. Si nous analysons ce qui se passe au niveau des espèces, nous constatons que *Ceratodon purpureus* qui était l'espèce la plus abondante (2,7 t/ha soit 76 % de la biomasse totale) a fortement régressé (0,8 t/ha soit seulement 6 %). A l'inverse les Polytrics, et surtout *Polytrichum piliferum*, qui ne représentaient que 0,9 t/ha soit 24 % de la biomasse, ont eu une très forte croissance au cours de la deuxième année puisque leur biomasse atteint 11,8 t/ha (94 %) soit quinze fois plus qu'à un an.

— Discussion.

a) La productivité nette aérienne de ces groupements pionniers muscinaux est très importante : 3,5 à 8,5 t/ha/an selon les espèces, par rapport à celle de certaines formations de plantes vasculaires de la région : 3 t/ha pour une pelouse, 2,2 à 3,6 t/ha pour une lande sèche rase, 3 à 4 t/ha pour des landes mésophiles (CLÉMENT et TOUFFET, 1976; FORGEARD, 1977), ces formations étant âgées d'un an.

De fortes productivités muscinales ont déjà été signalées par divers auteurs. En Arctique, dans des prairies humides et aux bords de ruisseaux, PAKARINEN et VITT (1973) ont mesuré des productions annuelles nettes de 3,5 t/ha/an alors qu'en Antarctique CLARKE *et al.* (1971) et COLLINS (1973) ont trouvé des valeurs de l'ordre de 10 t/ha/an.

b) La biomasse élevée de *Funaria hygrometrica* en peuplement monospécifique s'explique d'une part par la densité de ce peuplement (51 individus/cm²) et d'autre part par l'importance des sporogones tant en nombre qu'en poids : les capsules sont de grande taille.

Le groupement mixte *Funaria-Ceratodon* qui correspond à un stade de transition est beaucoup moins dense (La Funaire est en train de disparaître, le

Ceratodon n'a pas atteint son maximum de développement ce qui explique que la biomasse du peuplement plurispécifique soit moindre que celle des peuplements monospécifiques pour les mêmes espèces.

Lorsque le peuplement monospécifique de *Ceratodon purpureus* est à son optimum de développement, la densité dépasse 300 individus au cm²; son épaisseur est de 2 à 3 cm.

La biomasse et la productivité de *Polytrichum piliferum* déterminées à Trécesson sont nettement supérieures à celle des autres espèces étudiées ici. L'organisation spatiale de cette population très dense (25 individus par cm²) et l'épaisseur du tapis (35 mm le 19/3/79) expliquent ces valeurs élevées.

La biomasse de *Polytrichum piliferum* est du même ordre de grandeur dans les peuplements mono et plurispécifiques. La persistance dans la communauté de *Ceratodon purpureus* en strate inférieure (au niveau de la base non feuillée des Polytrics) explique que la biomasse du groupement plurispécifique soit légèrement plus élevée.

Pour *Polytrichum commune* en sous bois de Bouleaux, CALLAGHAN *et al.* (1978) ont mesuré une biomasse de 0,10 t/ha dans un peuplement comptant 0,18 individus au cm², alors que OECHEL et COLLINS (1976) ont établi dans une toundra sèche que *Polytrichum alpinum* avait une production annuelle de 0,43 t/ha qui correspondait à 66 % de la biomasse aériennes. Ces valeurs, très nettement inférieures à ce que nous avons obtenu pour *Polytrichum piliferum*, s'expliquent probablement plus par les conditions mésologiques et biotiques des stations étudiées par ces auteurs, que par la nature des espèces.

IV. — CONCLUSION

Cette étude a permis de préciser le dynamisme des groupements muscinaux dans les landes incendiées de Bretagne, et d'apprécier le rôle primordial des Bryophytes en tant que premier élément de production primaire d'une zone dénuée. En effet

l'apport d'une quantité importante de matière organique devra permettre la reconstitution d'une biocénose plus complexe. Cette matière végétale, utilisée par les consommateurs primaires, va être à la base de la recolonisation par la faune de ces zones pionnières. Le retour de matière organique au sol par l'intermédiaire des litières (sporogones, feuilles des Bryophytes perennes, Bryophytes annuelles...) est aussi le premier maillon de reconstitution de l'humus.

Le cycle de la matière organique et des éléments minéraux de ces communautés sont encore à préciser et actuellement en cours d'étude.

BIBLIOGRAPHIE

- CALLAGHAN (T.V.), COLLINS (N.J.) et COLLINS (C.H.), 1978. — Photosynthesis, growth and reproduction of *Hylocomnium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland. *Oikos*, **31**, 73-88.
- CLARKE (G.C.S.), GREENE (S.W.) et GREENE (D.M.), 1971. — Productivity of bryophytes in polar regions. *Ann. Bot.*, London, **34**, 99-108.
- CLÉMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1976. — Biomasse végétale aérienne et productivité des landes des Monts d'Arrée (Bretagne, France). *Oecol. Plant.*, **11**, 345-360.
- COLLINS (N.J.), 1973. — Productivity of selected bryophyte communities in the maritime Antarctic. In *Primary production and production processes, Tundra Biome. Edited by F.E. WIELGOLASKI and L.C. BLISS. I.B.P. Tundra Biome Steering Committee, Edmonton, Alta, Canada, 197-203.*
- FORGEARD (F.), 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. *Thèse 3^e cycle*, Université de Rennes, 220 p.
- FORGEARD (F.) et TOUFFET (J.), 1979. — Les premières phases de recolonisation végétale après incendie dans les pelouses et les landes de la région de Paimpont. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **126**, 4, 473-485.
- FROMENT (A.), 1975. — Les premiers stades de la succession végétale après incendie de tourbe dans la réserve naturelle des Hautes Fagnes. *Vegetatio*, **29**, 3, 155-167.
- GEHU (J.M.), 1960. — Les incendies de « Bruyères ». *Bull. Soc. Bot. Nord de la France*, **13**, 63-76.
- GEHU (J.M.) et GEHU-FRANK (J.), 1960. — L'évolution du sol et de la végétation, après incendie, dans une lande bretonne. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, **46**, 42-77.
- LEMÉE (G.), 1938. — Recherches écologiques sur la végétation du Perche. *Rev. Gen. de Bot.*, **50**, 671-685.
- OECHEL (W.C.) et COLLINS (N.J.), 1976. — Comparative CO₂ exchange patterns in mosses from two tundra habitats at Barrow, Alaska. *Can. J. Bot.*, **54**, 1355-1369.
- PAKARINEN (P.) et VITT (D.H.), 1973. — Primary production of plant communities of the Triticale lowland, Devon Island, Canada — moss communities. In *Primary production and production processes, Tundra Biome. Edited by L.C. BLISS and F.E. WIELGOLASKI. I.B.P. Tundra Biome Committee, Stockholm, Sweden, 37-46.*

RÉPARTITION DES GRAINES AU SOL DANS LES LANDES INCENDIÉES DES MONTS D'ARRÉE

par B. CLÉMENT, A. RIVIÈRE et J. TOUFFET

Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Rennes, Complexe scientifique de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex
(E.R.A. C.N.R.S. n° 798 : Ecologie des landes)

RÉSUMÉ

Les auteurs étudient la répartition des graines contenues dans le sol, dans les landes incendiées des Monts d'Arrée. L'étude concerne 3 espèces, *Agrostis setacea*, *Molinia coerula* et *Erica ciliaris*, qui doivent recoloniser les zones actuellement recouvertes par les mousses. Une analyse de la répartition des graines issues des plantes mères isolées nous aide à comprendre la stratégie de chaque espèce en relation avec les caractères mésologiques stationnels.

SUMMARY

Distribution of seed content in the soil of burnt heathlands of Monts d'Arrée

The authors study the distribution of seed content in the soil, in burnt heathlands of Monts d'Arrée. The study concerns three species, *Agrostis setacea*, *Molinia coerula* and *Erica ciliaris*, which have to recolonize the areas now only covered by mosses. An analysis of seed distribution coming from isolated parent plant helps us understanding each species' strategy in relationship with the mesologic character of the station.

INTRODUCTION

Lors d'une étude préalable effectuée en octobre 1978, nous voulions estimer le stock de graines au sol, dans des landes incendiées en 1976, uniquement colonisées par les mousses. Les prélèvements de sol effectués dans ces zones ont révélé un stock de graines quasiment nul (2 échantillons sur 30 possédaient une graine) ce qui permettait de considérer que dans ces stations, nous avions encore un point zéro.

Partant de ce stade initial, il était intéressant d'étudier la répartition au sol des graines par rapport aux plantes porte-graines. Dans un premier temps, nous

avons analysé cette répartition à partir d'îlots de plantes (*Molinia coerula*, *Agrostis setacea*, *Erica ciliaris*) ayant fructifié à la fin de l'été 1978.

Dans un second temps, l'étude a été approfondie en analysant la répartition des graines issues de touffes isolées d'*Agrostis setacea*, distantes de plus de 4 m les unes des autres.

LES STATIONS

Deux stations ont été choisies dans les landes mésophiles des Monts d'Arrée correspondant à deux

variantes analysées par CLÉMENT (1978). Au Roc'h Trevezel, sur schistes et quartzites de Plougastel, il s'agissait, avant l'incendie de l'été 1976, d'une lande mésophile à *Erica ciliaris*, faciès à *Agrostis setacea*. Au Tuchenn Gador, c'était également une lande mésophile à *Erica ciliaris* mais dominée par *Molinia coerulea*.

Dans ces deux stations, l'incendie a provoqué les mêmes effets : l'ensemble de la végétation a brûlé ainsi que la couche d'humus. Cette destruction des matériaux organiques a été suivie au cours de l'automne et de l'hiver 1976, d'une importante érosion qui a provoqué la disparition des 5 à 10 cm superficiels du sol ; en conséquence, tous les organismes vivants, notamment les semences, ont été détruits. Ces zones sont actuellement colonisées par un tapis continu de mousses. *Ceratodon purpureus* recouvre 95 % de la surface du sol, *Funaria hygrometrica* 1 à 2 %, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum* et *P. formosum* 3 à 4 %.

Néanmoins, dans certaines zones de faible superficie (quelques dm² à quelques m²), le feu n'a pas complètement détruit les plantes pré-existantes ; celles-ci ont alors rejeté de souche et ont pu fructifier dès 1977 ou 1978. Ce sont les plantes de ces îlots qui constituent les porte-graines à partir desquels s'effectue la recolonisation des zones dénudées. En ce qui concerne *Agrostis setacea*, les individus isolés sont issus de semences qui ont germé après incendie en 1977 et fructifié en 1978.

LA MÉTHODOLOGIE

La méthode d'échantillonnage consiste à prélever des carottes de terre à différentes distances des porte-graines. Chaque prélèvement est fait à l'aide d'un cylindre de cuivre de 5 cm de diamètre que l'on enfonce jusqu'à 2 cm de la surface du sol ; une analyse antérieure a montré que, seule, cette fraction superficielle du sol pouvait contenir des graines. Deux types d'échantillonnages systématiques sont

utilisés et figurent sur les schémas de la figure 1. Afin d'estimer la répartition des semences issues d'îlots de végétation isolés, 3 échantillons de sol sont prélevés à différentes distances de l'îlot. La répartition des semences d'*Agrostis setacea* autour de touffes isolées est évaluée en échantillonnant dans les 4 directions des points cardinaux. Ce procédé est destiné à cerner l'influence des vents dominants dans ces stations.

La plupart des graines sont retenues, piégées par le tapis muscinal, ce qui permet d'apprécier la première phase de dispersion.

Le tri des semences dans le prélèvement dépend de leurs caractéristiques spécifiques : celles de *Molinia coerulea* et d'*Agrostis setacea* ont une taille supérieure à 1 mm et sont formées d'un caryopse entouré de glumelles. Leur grande taille permet de les rechercher dans l'échantillon à l'aide d'une pince fine. Par contre, les graines d'*Erica ciliaris* sont microscopiques (taille inférieure à 0.5 mm) et doivent être séparées des brins de mousse par agitation en milieu aqueux avant d'être dénombrées sous la loupe binoculaire.

RÉSULTATS - DISCUSSION

1. RÉPARTITION AU SOL DE SEMENCES PROVENANT D'ÎLOTS DE PLANTES FRUCTIFIÈRES.

Les résultats sont reportés sur la figure 2 ; les courbes expriment la densité moyenne de graines pour chaque distance à l'îlot.

La comparaison entre les stations fait apparaître des différences significatives en ce qui concerne le nombre de graines pour chacune des espèces ; ceci est particulièrement net pour *Erica ciliaris* dont la densité est jusqu'à 100 fois plus élevée au Tuchenn Gador qu'au Roc'h Trevezel. Ces variations importantes dépendent de la composition floristique de chacun des deux îlots : au Roc'h Trevezel, *Agrostis*

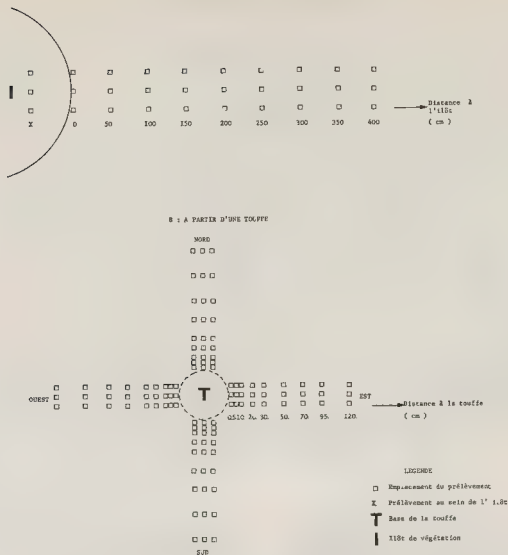


FIG. 1. — Schéma montrant la répartition des échantillons prélevés.

setacea domine (recouvrement égal à 80 %) suivi de *Molinia coerulea* (15 %) et *Erica ciliaris* (5 %). Au Tuchenn Gador, *Erica ciliaris* représente 50 %, *Molinia coerulea* 40 % et *Agrostis setacea* 10 %.

Le stock de graines au sol décroît rapidement avec la distance quelle que soit l'espèce ou la station considérée : les graines d'*Erica ciliaris* ne se dispersent pas au-delà de la touffe ; seulement 2 graines sont dénombrées à 50 cm de celle-ci au Tuchenn

Gador. Les semences de *Molinia coerulea* sont faiblement représentées au-delà de la touffe (par rapport à la valeur maximale du bord de la touffe, 90 % des semences sont localisées entre 0 et 50 cm). Ces semences d'*Agrostis setacea* sont dispersées plus loin ; à 1,3 m et au-delà, 6 à 7 % des semences sont encore dénombrées.

La stratégie de dispersion de chacune de ces 3 espèces est bien marquée. *Erica ciliaris* possède des

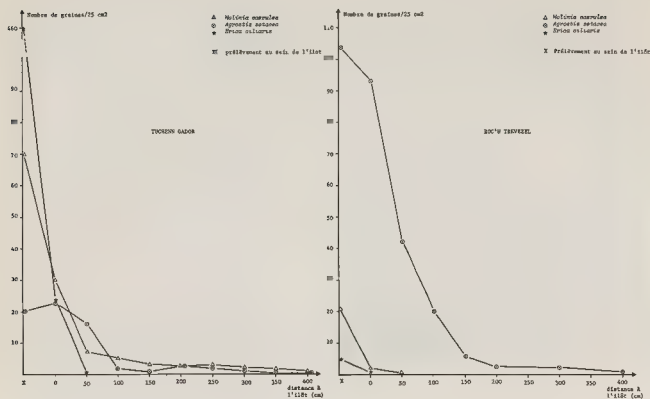


FIG. 2. — Répartition au sol des graines à partir d'îlots porte-graines.

graines microscopiques, légères, mais celles-ci, probablement en raison de leur forme ovoïde, massive, offrent peu de prise au vent et sont peu dispersées au-delà du bord de la touffe.

Les semences de *Molinia caerulea* sont plus lourdes et moins éfilées que celles d'*Agrostis setacea*, aussi sont-elles dispersées moins loin. La hauteur de l'inflorescence peut également influencer la dispersion (WATKINSON, 1978) mais, dans les cas considérés, les hampes florales sont de même taille.

L'espèce la plus apte à coloniser les zones dénudées est donc *Agrostis setacea*, suivi de *Molinia caerulea*. L'observation des landes où la recolonisation est plus avancée confirme cette hypothèse. La progression d'*Erica ciliaris* semble plus difficile et

d'autant plus que sa capacité de germination sur les zones étudiées est très faible, notamment aux abords immédiats des touffes (RIVIÈRE, 1979).

2. RÉPARTITION AU SOL DES SEMENCES D'*Agrostis setacea*.

Les résultats sont mentionnés dans le tableau. Celui-ci fait apparaître le nombre de semences viables (qui sont fermes) et celui des semences abîmées (le plus souvent vides). La majorité des semences viables tombent près de la source alors que les semences abîmées, plus légères, sont dispersées plus loin.

TABEAU 1
Répartition au sol des graines d'*Agrostis setacea*

B - Touffe du Tuchenn Gador

A - Touffe du Roc'h Trevezel

Direction du Soleil à l'ouest (cm)	NORD		SUD		OUEST		EST		Direction du Soleil à l'est (cm)	NORD		SUD		OUEST		EST	
0 - 5	10,1	7,6 2,5	66	38 28	16,3	10 6,3	22,8	11,4 11,4	0 - 5	21,4	17,8 3,8	10,5	21,6 8,9	15,2	8,9 6,3	11,3	5 6,3
5 - 10	21,6	12,7 8,9	47	31 16	11,3	5 6,3	38	19 19	5 - 10	22,8	16,5 6,3	15,5	8,9 7,3	2,5	0 0	8,8	3,8 5
10 - 15	20,3	7,6 12,7	38	25,6 12,7	1,3	0 1,3	39,3	24,1 13,7	10 - 15	14	3,6 0	3,8	7,3 1,3	1,3	0 0	15	6 10
20 - 25	10	3 7	26,7	17,8 9,3	0	0 0	61	39,4 21,6	20 - 25	37,7	31,6 6,3	3,1	3,8 1,3	10	5	1,3	0 0
30 - 35	18,3	6,3 12	10,1	6,3 3,8	6,3	2,3 4	30,4	19,0 11,4	30 - 35	11,4	7,6 3,8	2,6	7,3 1,3	12,7	8,9 3,8	15,3	6,3 9
50 - 55	10,1	3,8 6,3	17,7	6,3 11,4	3,1	2,3 1,3	6,3	2,3 4	50 - 55	6,3	6,3 3,8	1,3	1,3 0	1,3	0 0	3,8	0 3,8
70 - 75	5,1	1,3 3,8	0	0 0	10,1	6,3 0	0	0 0	70 - 75	7,6	6,3 3,8	0	0 0	0	0 0	1,3	1,3 0
95 - 100	1,3	0 1,3	5	0 5	5,1	3,8 1,3	3,8	2,3 1,3	95 - 100	6,0	4,0 2,0	5	2,5 2,5	5,1	1,3 3,8	2,3	0 1,3
120 - 125	5,1	1,3 3,8	0	0 0	3,8	2,3 1,3	7,3	3,8 3,5	120 - 125	3,8	2,3 1,3	5,1	1,3 3,8	2,3	0 1,3	5,1	1,3 3,8

La comparaison des deux stations montre que le stock de graines au sol, au Tuchenn Gador, est le double de celui du Roc'h Trevezel. Cette différence provient probablement d'une production plus élevée au Tuchenn Gador bien que les deux touffes aient les mêmes caractéristiques biométriques (diamètre de base, hauteur et nombre des hampe florales).

Les courbes de la figure 3 permettent de considérer la répartition directionnelle des semences autour des touffes. Dans les deux cas étudiés, on note une régression continue des semences selon l'axe sud alors que le long de l'axe est, les semences sont surtout représentées entre 10 et 30 cm « comme si » un vent d'ouest dominant les avait dispersées jusqu'à ce niveau. En effet, dans nos stations d'étude, situées sur un plateau de sommet, l'action des vents dominants joue un rôle important lors de la première phase de dispersion. Il est peu probable que les semences parvenues au sol soient ultérieurement entraînées plus loin car elles sont piégées par le tapis muscinal; de plus, en l'absence de pente, le transport par ruissellement est à peu près nul.

L'examen de la figure 4 fait apparaître, outre une densité maximale en bordure immédiate de la touffe (0-10 cm), une régression jusqu'à 50-70 cm, puis une stabilisation de la densité des semences jusque dans un rayon d'au moins 1,2 m.

CONCLUSION

Cette étude nous a permis de comparer la stratégie de 3 espèces fréquentes dans les landes mésophiles des Monts d'Arrée, *Molinia coerulea*, *Agrostis setacea* et *Erica ciliaris*. Cette dernière a un faible pouvoir colonisateur car ses graines sont peu dispersées au-delà du bord immédiat de la touffe. Les semences d'*Agrostis setacea*, légères et effilées, se montrent meilleures colonisatrices que celles de *Molinia coerulea*, plus grosses et plus denses. Leur dispersion est d'autre part influencée par les vents dominants, vents d'ouest dans le cas présent.

D'autres études (pouvoir germinatif des semences, développement et survie des plantules) sont en cours pour préciser le mode de recolonisation à partir de

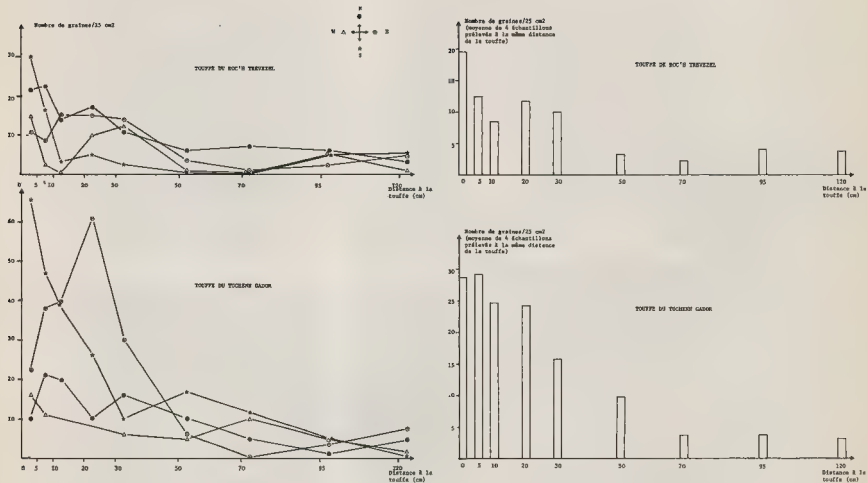


FIG. 3. — Répartition, selon les quatre points cardinaux, des graines d'*Agrostis setacea* à partir de deux touffes isolées.

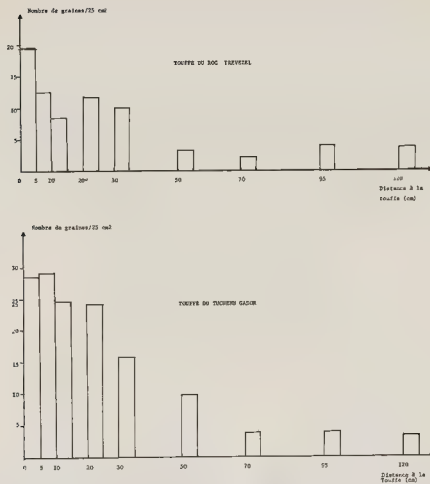


FIG. 4. — Répartition au sol des graines d'*Agrostis setacea* à partir de deux touffes isolées.

(Les valeurs indiquées en ordonnée correspondent à la moyenne des 4 échantillons prélevés à la même distance de la touffe, quelle que soit la direction considérée).

semences, de ces landes incendiées où toute vie végétale et animale avaient momentanément disparu.

BIBLIOGRAPHIE

CLÉMENT (B.), 1978. — Contribution à l'étude phytogéologique des Monts d'Arrée. Organisation et carto-

graphie des biocénoses; évolution et productivité des landes. *Thèse 3^e cycle*, Rennes, 260 p.

RIVIÈRE (A.), 1979. — Détermination, stock et répartition au sol, viabilité des semences de quelques pelouses et landes bretonnes. *D.E.A. 3^e cycle*, Rennes, 50 p.

WATKINSON (A.R.), 1978. — The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. The dispersal of seeds. *J. of Ecology*, **66**, 483-498.

RÉGÉNÉRATION D'UNE LANDE APRÈS INCENDIE

I — ÉVOLUTION DE LA STRUCTURE DU PEUPLEMENT VÉGÉTAL AU COURS DE LA PREMIÈRE ANNÉE

par Martine HOSSAERT-PALAUQUI

*I.B.E.A.S., Université François Rabelais,
Parc Grandmont, 37200 Tours (A.T.P. 2391)*

et Nicole GAUTIER

*Laboratoire de Biométrie, Université Claude Bernard
Lyon 1, 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne (L.A. 243)*

RÉSUMÉ

Cette étude dynamique a été réalisée dans une lande après un incendie (Cravant-les-Côteaux, Indre-et-Loire, France) afin de mettre en évidence l'installation des premières populations végétales et leur évolution au cours de la régénération du peuplement.

Des séries d'échantillonnages quantitatifs de la végétation (placettes contiguës, points quadrats) associées à des analyses statistiques appropriées ont permis de révéler les structures spatiales mises en place et leur comportement dans le temps.

L'ensemble des résultats aboutit à :

— une description de la dispersion pour chacune des espèces recensées : poissonnienne, agrégats, plaques, variation de densité...;

— une description multispécifique : structure en mosaïque, distribution générale du peuplement soulignant la complexité des relations entre les espèces.

Les structures décrites restent permanentes au cours de l'année d'étude.

Cette première analyse est la base indispensable à une étude ultérieure de la dynamique de régénération des landes soumises aux incendies.

SUMMARY

A study of plant population dynamics was carried out on heathland in Indre-et-Loire (Cravant-les-Côteaux, France) destroyed by fire. Early plant populations were identified and changes during succession mapped out quantitative samples of vegetation (contiguous quadrats, contact points) together with statistical analysis revealed spatial distribution of plants and changes with time.

The study showed plant distributions were random, aggregative, variable in density depending upon the species. Multispecies description showed community succession. The spatial distribution described remained constant throughout the year of study.

Similar studies are essential to understand the dynamics of plant colonisation on heathland destroyed by fire.

I. — INTRODUCTION

Les études de dynamique de peuplements végétaux après incendie permettent de recueillir des informations sur le processus de recolonisation et d'analyser, ensuite, l'évolution des premières populations dans l'espace et dans le temps. Actuellement, peu de travaux, dans une optique dynamique portent sur ces premiers stades dans l'évolution des peuplements végétaux (BARNES H. et STANBURY F.A., 1951; GREIG-SMITH P., 1961; ANDERSON D.J., 1961).

Pour cette étude de la distribution des structures spatiales horizontales et verticales, nous avons retenu et adapté deux méthodes couplées d'échantillonnage quantitatif. La première consiste en une grille de placettes contiguës (GREIG-SMITH P., 1964) avec dénombrement exhaustif des individus le long d'un transect. Un certain nombre d'auteurs ont déjà utilisé cette méthode (CHESSEL D., GAUTIER C., sous presse) mais seul PHILLIPS (1954) l'a utilisée pour ce même type de formation végétale. La seconde méthode comprend une ligne de points quadrats (GOUNOT M., 1969) avec lecture en présence-absence sur strates. Cette méthode bien que moins employée que l'autre (CHESSEL D., GAUTIER C., sous presse) fait l'objet de quelques applications dans les landes (ANDERSON D.J., 1961; KEATINGE T.H., 1975).

L'évolution dans le temps de ces peuplements pionniers sera analysée grâce à 4 périodes successives de relevés.

Un tel échantillonnage sur le terrain entraîne l'acquisition d'un gros fichier de données numériques qui ne peut être dépouillé que par des moyens informatiques et interprété grâce à la sensibilité d'analyses statistiques appropriées. Cette étude est le fruit d'une collaboration, à tous les niveaux, entre expérimentateur et statisticien pour la description d'un peuplement végétal.

Dans cet article, la structuration du peuplement végétal de la parcelle de lande incendiée est d'abord décrite par la distribution des populations des différentes espèces étudiées. L'analyse cherchera, ensuite, à déceler les relations entre les espèces.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

II.1. LOCALISATION DU SITE D'ÉTUDE.

L'étude a été menée dans les landes de Cravant-Coteaux (Indre-et-Loire, France) décrites comme des landes mésophiles à *Ulex minor* et *Erica scoparia* (GEHU J.M., 1975). Depuis 1950, elles sont l'objet de tentatives de reboisements en pins maritimes compromises par de nombreux incendies en particulier, en juillet 1976, avec 600 hectares détruits. Au centre de cette zone brûlée a été choisie une parcelle d'étude dans un site apparaissant comme « physionomiquement homogène » (topologie uniforme, composition floristique de l'ancienne végétation, absence de tentatives de reboisement). Ce site offrait, par ailleurs, l'avantage d'avoir déjà fait l'objet de relevés descriptifs de la végétation avant incendies (COUDERC J.M., communication personnelle).

II.2. ESPÈCES RECENSÉES.

Le peuplement de la parcelle (annexe, tableau I) comprend dix espèces quantitativement non négligeables (plus de 1 individu au m²) qui ont fait l'objet d'analyses statistiques. Parmi celles-ci, certaines présentent des types de reproduction différents : reproduction végétative (régénération des chicots brûlés) et reproduction sexuée (germination). Pour cette étude de dynamique de régénération du peuplement, nous avons donc différencié les repousses des germinations en adoptant le code figuré dans le tableau I.

II.3. TECHNIQUES D'ÉCHANTILLONNAGE.

Grilles de dénombrement.

Les espèces sont dénombrées dans un transect Nord-Sud, de 64 m de long, avec une faible pente et divisé en 128 placettes de 0,5 × 0,5 m.

TABLEAU I
Liste des espèces analysées

Espèces	N° code
<i>Ulex minor</i> (Repousses)	1
<i>Ulex minor</i> (Germinations)	2
<i>Erica scoparia</i> (Repousses)	3
<i>Erica scoparia</i> (Germinations)	4
<i>Erica tetralix</i> (Repousses)	5
<i>Scorzonera humilis</i>	6
<i>Simaethus planifolia</i>	7
<i>Molinia caerulea</i>	8
<i>Agrostis setacea</i>	9
<i>Avena sulcata</i>	10
<i>Erica tetralix</i> (Germinations)	13

III. — DESCRIPTION MONOSPÉCIFIQUE

III.1. TRAITEMENT STATISTIQUE DES DONNÉES.

Le but est de déterminer la structure la plus significative pour une espèce donnée dans un transect déterminé.

Les techniques mathématiques utilisées pour traiter ces transects sont caractérisées par le choix d'un ensemble de statistiques non paramétriques, chacune d'entre elles étant la plus efficace vis-à-vis d'une structure donnée.

Trois types d'hétérogénéité peuvent être analysés :

— l'hétérogénéité globale qui considère la variabilité entre blocs différents, testée, en dénombrement, par l'indice de dispersion et l'auto-corrélation spatiale et en présence-absence par l'indice de dispersion non paramétrique;

— l'hétérogénéité locale qui considère la variabilité à l'intérieur de chaque bloc, testée en dénombrement par les indices de blocs vides et l'indice de dispersion locale;

— l'hétérogénéité à échelle fixée qui concerne les problèmes de contagion, testée par l'indice de contagion vraie et de variance locale, en dénombrement, et par l'indice de contagion en présence-absence.

On trouvera les fondements théoriques des tests dans : CHESSEL D. (1978) et les applications dans

Pour les espèces trop nombreuses (plus de 100 individus au m²) ou de faible taille (hauteur moyenne inférieure à 2 cm en juin), la dimension des placettes a été réduite à 0,10 × 0,10 m.

Points quadrats.

Parallèlement à la grille de placettes a été réalisée une ligne de 60 m de points quadrats espacés de 0,10 m (fig. 1) avec décomposition en 4 strates (0-10 cm / 10-20 cm / 20-30 cm / 30 cm et plus). L'aiguille utilisée pour la lecture est de 4 mm de diamètre.

Périodicité de l'échantillonnage.

Les dates des 4 périodes successives de mesures sont les suivantes : date 1 : mars 1977 — date 2 : mai 1977 — date 3 : juillet 1977 — date 4 : août 1977.

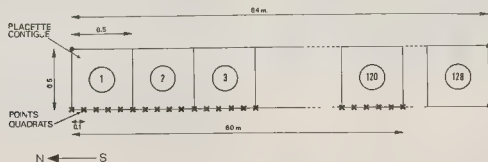


FIG. 1. — Plan du transect.

CHELSEL D. (1979), CHESEL D. et GAUTIER N. (1979), GAUTIER C. (1979), BOUXIN G. et GAUTIER N. (1979).

Pour la mise en œuvre de ces tests, on regroupe les 128 placettes en blocs de taille croissante : 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64 et 128 pour le transect en dénombrement. Les 600 points contacts sont regroupés en blocs de taille respective : 2, 3, 5, 10, 20, 30, 50, 60, 100, 150, 200, 300.

III.2. RÉSULTATS.

Des exemples de l'analyse réalisée sont fournis dans l'annexe (tableaux II, III et IV). L'ensemble des résultats obtenus, à la suite du traitement des données, est consigné dans le tableau récapitulatif (tableau II).

Dans ce tableau sont représentés pour chaque espèce :

- le type de dispersion locale observée, se référant aux images proposées par D. CHESEL (1978). Trois modes de dispersion sont décrits : une dispersion à tendance poissonnienne, une dispersion fortement agrégative et une dispersion de type contagieux;
- les histogrammes des occurrences pour les tailles de bloc (K) les plus représentatives. L'allure de ces histogrammes et les valeurs obtenues pour l'indice de dispersion non paramétrique (IDNP) font ressortir les variations de densité le long du transect;
- l'évolution de la fréquence de contacts au cours des 4 relevés;
- l'évolution de la densité des individus dans les placettes contiguës;
- les premiers commentaires qui serviront à l'interprétation et à la discussion des figures observées.

En général toutes les structures mises en évidence se sont révélées permanentes pendant la durée de l'étude.

III.3. DISCUSSION.

Une dispersion à tendance poissonnienne est observée pour les repousses des espèces pérennes et domi-

nantes : *Ulex minor* (1) et *Erica scoparia* (3). Cependant pour les mesures en présence-absence, l'indice de contagion vraie (ICV) est significatif pour les petites tailles de bloc (K) (*Ulex minor* : date 1 ICV = 3,46 (K = 3); date 2 ICV = 3,57 (K = 3); date 3 ICV = 5,98 (K = 5); date 4 ICV = 8,81 (K = 5)).

Cette agrégativité aux blocs élémentaires est liée à la morphologie de ces espèces ligneuses et à l'augmentation de la taille des touffes au cours de l'année d'étude (diamètre des touffes passant de 30 à 50 cm, en moyenne). Cette augmentation de la taille des touffes pour les espèces pérennes est confirmé par un accroissement de la fréquence des contacts pour les strates supérieures, en juillet et août (annexe, tableau IV), alors qu'au cours des mêmes mois le nombre d'individus reste toujours constant.

D'autres espèces de la lande comme *Calluna vulgaris* étudiée en Ecosse par ANDERSON (1961) et par KEATINGE (1975) présentent de tels phénomènes d'ordre morphologique.

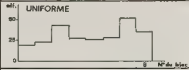
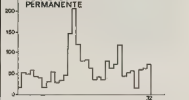
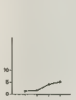
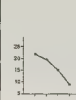
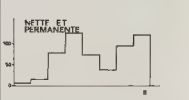
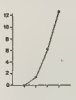
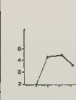
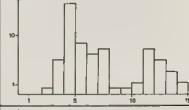
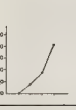
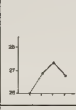
La dispersion locale fortement agrégative est caractérisée par des indices de contagion vraie fortement significatifs pour les blocs de petite taille (K = 2, K = 4). Ce type de dispersion se rencontre chez les individus issus de la germination des espèces pérennes : *Ulex minor* (2), *Erica scoparia* (4), *Erica tetralix* (13) (date 3 ICV₂* = 9,62; ICV₄ = 12,79; ICV₁₃ = 12,87).

BANNISTER (1965) avait observé lors de l'ouverture des capsules d'*Erica tetralix* une faible dispersion des graines autour du pied mère. Il en est de même chez *Erica scoparia* dans la lande de Cravant. L'éclatement des gousses d'*Ulex minor* n'entraîne pas, non plus, une forte dissémination des graines (rayon de dispersion voisin de 0,75 m). On peut donc lier cette très forte agrégativité au mode de dissémination des graines à partir des individus parentaux. Il faut noter, également, que cette agrégativité est accentuée par l'influence de l'incendie qui favorisera au cours de la première année la germination des graines déjà en place (M. HOSSAERT-PALAUQUI, 1980).

* ICV_i — Indice de contagion de l'espèce n° i.

TABLEAU II

Tableau récapitulatif de la dispersion monospécifique, (première année après l'incendie de 1977)

ESPECE	DISPERSION LOCALE	VARIATION DES OCCURENCES LE LONG DU TRANSECT	ÉVOLUTION DE LA FRÉQUENCE (points contacts)	ÉVOLUTION DE LA DENSITÉ LOCALE (placettes contigues)	COMMENTAIRES
1	- Faible (poissonnienne) - Structure morphologique	UNIFORME 			- Relève de la mesure en présence absence. - Phénomènes d'ordre morphologique liés au développement des touffes.
2	- Agrégats très intenses.	FORTE ET PERMANENTE 			- Relève de la mesure en dénombrement. - Mortalité élevée dans les premiers stades. - Plaques d'agrégats (problème du mode de dispersion des graines).
3	- Faible (poissonnienne) - Structure morphologique	UNIFORME ET PERMANENTE 			- Relève de la mesure en présence absence. - Phénomène d'ordre morphologique. - Structure en plaque.
4	- Très contagieuse. - Agrégats.	NETTE ET PERMANENTE 			- Relève de la mesure en dénombrement. - Plaques d'agrégats (problème du mode de dispersion des graines)
6	- Contagieuse. - Structure à trous.	NETTE 			- Relève de la mesure en dénombrement. - Structure à trous favorisant la présence de plaques d'agrégats.
7	- Agrégats.	ATTENUÉE 			- Relève de la mesure en dénombrement. - Plaques d'agrégats. - Structures portées par des phénomènes de mortalité
8	- Structure complexe.				- Relève de la mesure en présence-absence. - Structures spatiales difficiles à mettre en évidence suite à la forte densité des individus.
9	- Agrégats.	ZONE DE DENSITÉ VARIABLE 			- Relève de la mesure en dénombrement. - Gradient de densité.
13	- Très contagieuse. - Paquets.	INTENSE ET PERMANENTE 			- Relève de la mesure en dénombrement. - Gradient de densité.

Les mesures dans les grilles de placettes appliquées aux jeunes plants après germination ont apporté plus de précision que les lectures de points contacts. Cette différence de précision est en relation avec la faible taille des individus (en juin 1977 hauteur moyenne des germinations d'*Ulex minor* = 68,8 mm; d'*Erica scoparia* = 13,3 mm). Le dénombrement dans les placettes a, par ailleurs, permis d'enregistrer une forte mortalité des ajoncs en germination au cours de cette première année de régénération de la lande (88,2 individus/m² en mars et 38,2 individus/m² en août) (tableau II — Evolution de densité). L'augmentation de la fréquence des contacts pour le mois d'août (tableau II — Evolution de la fréquence) ne correspond ici qu'à l'accroissement de taille de ces jeunes individus issus des germinations et à une probabilité de rencontre plus élevée, liée à la maille de l'échantillonnage.

Les espèces herbacées recensées dans le transect : *Scorzonera humilis* (6), *Simaethis planifolia* (7), *Molinia caerulea* (8), *Agrostis setacea* (9), présentent aussi une dispersion contagieuse (tableau II). L'ensemble des variations des indices montre cependant, que l'agrégativité de ces espèces reste plus faible que celle décrite ci-dessus pour les germinations. Ceci s'expliquerait par une prédominance de la reproduction végétative par rhizomes chez ces quatre espèces. La formation de rhizomes favoriserait le groupement des individus d'une même espèce mais leur densité resterait cependant plus faible que dans le cas de dispersion de graines par voie sexuée.

Pour *Scorzonera humilis* (6), l'indice des cases vides très élevé (26,28 en juillet) indique la présence d'une structure à trous. G. BONNIER (1934) note chez *Sc. humilis* une stérilité fréquente des achènes favorisant une multiplication essentiellement par voie végétative. Il ne pourrait donc y avoir une occupation des cases vides voisines par des individus issus de la reproduction sexuée chez cette espèce, ce qui explique cette structure à trous.

L'analyse de l'hétérogénéité globale de la majorité des espèces souligne une valeur forte pour l'indice de dispersion non paramétrique (IDNP) au bloc de taille 32 (date 3, IDNP₄ = 8,35; IDNP₁ = 9,27).

Il en ressort que la répartition des espèces sur l'ensemble du transect relève d'une structure en plaques.

De plus, les histogrammes des occurrences pour *Agrostis setacea* (9) et les germinations d'*Erica tetralix* (13) révèlent la présence d'un gradient de densité à l'intérieur des grilles de placettes.

L'interprétation de ces deux derniers types de structure spatiale à l'échelle globale du transect ne pourra être faite qu'à la suite de l'analyse multi-spécifique.

IV. — DESCRIPTION MULTISPÉCIFIQUE

La superposition des histogrammes des occurrences montre un emboîtement des structures en plaques, ce qui laisse supposer une structure en mosaïque dans ce peuplement végétal. Cette analyse multi-spécifique a donc été menée d'une part afin de mettre en évidence cette mosaïque végétale et, d'autre part, afin de connaître les étapes dynamiques de la recolonisation de l'espace-landes dans le temps.

L'analyse des correspondances permet de répondre à ces objectifs. En effet, ESTÈVE (1978) souligne que la variabilité des facteurs le long du transect permet de faire ressortir la variation du contenu floristique.

IV.1. ANALYSE SUR LES MESURES EN PRÉSENCE-ABSENCE.

IV.1.a. Traitement des données

Les données en présence-absence permettent de matérialiser simplement la présence, l'apparition ou la disparition des espèces aux différentes dates.

Le tableau traité est celui des fréquences de chaque espèce sur des blocs de 10 points quadrats consécutifs, plusieurs espèces présentant un élément structural répétitif à cette taille.

Les 4 dates fournissent 4 tableaux distincts.

IV.1.b. Résultats - Discussion.

Les représentations graphiques des trois premiers facteurs pour les dates significatives sont regroupées dans la figure 2. La date 1 est caractérisée par des éléments structuraux petits, intenses et, pour chaque facteur attachés à 1 seule espèce. *Ulex minor* (repousses et germinations) (1,2). *Agrostis setacea* (9) forment le fond du peuplement végétal sur lequel s'installent *Erica scoparia* (3), *Scorzonera humilis* (6), *Simaethis planifolia* (7).

La date 2 montre que la structure se complique par l'apparition de *Molinia caerulea* (8) et *Agrostis setacea* (9) et l'étoffement d'*Ulex minor* (1), *Erica scoparia* (3), *Simaethis planifolia* (7) et *Scorzonera humilis* (6). L'absence de zone floristiquement homogène indique que les facteurs sont sans corrélation

spatiale et donc que toutes les structures observées sont locales.

L'élargissement des motifs structuraux, mis en place précédemment, caractérise la date 3. L'existence des relations interspécifiques complexes à l'échelle des blocs de 10 points rend non significative la représentation du facteur 3 ($\varphi = 0,52$).

La date 4 n'a pas été représentée. La baisse du coefficient de corrélation canonique ($\varphi = 0,92$ à $\varphi = 0,52$) liée à la diminution de l'intensité des structures à l'échelle choisie (blocs de 10 points) indique que l'analyse, à cette date, n'a plus de sens.

IV.2. ANALYSE CENTRÉE SUR LES VARIATIONS DE DENSITÉ.

IV.2.a. Traitement des données.

Les tableaux traités sont ceux des relevés/espèces avec, pour *Ulex minor* (1), *Erica scoparia* (3) et *Molinia caerulea*, regroupement des données en 15 blocs de 40 points quadrats et pour les autres espèces, regroupement en 15 blocs de 8 placettes contiguës.

Le choix entre données de relevés différents est fait au vu des résultats de l'analyse monospécifique (tableau II) de manière à ne pas biaiser l'analyse par une moins bonne représentation des variations de densité de certaines plantes si on avait adopté un mode unique de relevé.

IV.2.b. Résultats.

A la différence de l'analyse précédente, les deux premiers facteurs décrivent une structure permanente. Les représentations interdates (fig. 3) se confondent pour le facteur 1 et sont bien concordantes pour le facteur 2.

Le facteur 1 ordonne les espèces le long du transect (fig. 4).

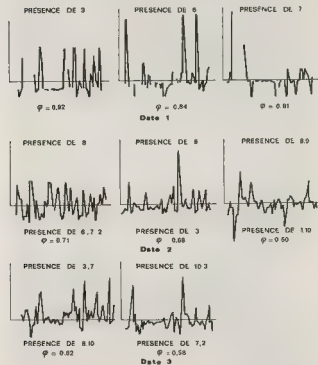


Fig. 2. — Facteurs de l'analyse centrée sur les données en présence-absence. Variation le long du transect.

Le facteur 2 (fig. 4) oppose les deux types de reproduction observés dans le peuplement végétal étudié : reproduction sexuée (germinations) et reproduction végétative (repousses et espèces herbacées).

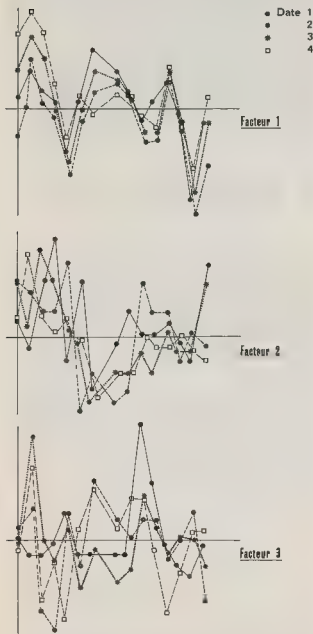


FIG. 3. — Facteurs de l'analyse centrée sur les variations de densité. Variation le long du transect.

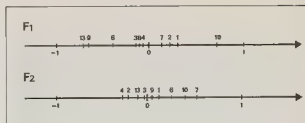


FIG. 4. — Ordonnation des espèces selon les facteurs de l'analyse centrée sur les variations de densité (les numéros correspondent aux numéros de code de l'espèce du Tableau 1).

IV.2.c. Discussion.

La réécriture des données ordonnées par le facteur 1 (fig. 5) permet d'aboutir au résumé modélisé de la communauté végétale (fig. 6).

Trois types d'interprétation peuvent être donnés à ce modèle : l'« environmental pattern » (KERSHAW K.A., 1963), l'« historical pattern » (ANDERSON D.J., 1961) ou le « sociological pattern ».

Des analyses effectuées sous les dix mètres (pH, C, N, Ca, K, P, Matières organiques, teneur en eau, granulométrie) montrent le peu d'hétérogénéité le long du transect pour les paramètres du sol généralement utilisés. La seule hétérogénéité du biotope mise en évidence est celle de la teneur en eau du sol (variation maximale de la teneur en eau de 15 % du poids de terre sèche) selon le faible gradient de pente. L'existence de ce biotope non homogène permet un début d'interprétation quant au regroupement d'*Agrostis setacea* et des germinations d'*Erica tetralix* dans la partie la plus basse et la plus humide du transect (fig. 6).

En fait, caractériser l'« environmental pattern » n'était pas dans l'optique de notre étude car l'hétérogénéité du biotope s'était déjà exprimée dans la végétation avant incendie et l'état que nous avons décrit relève plutôt de l'« historical pattern ». C'est ainsi que l'on peut interpréter l'existence des plaques de *Molinia* (fig. 6), espèce turficole, dans les endroits où les apports en éléments minéraux étaient les plus abondants. Ceci peut également expliquer l'existence

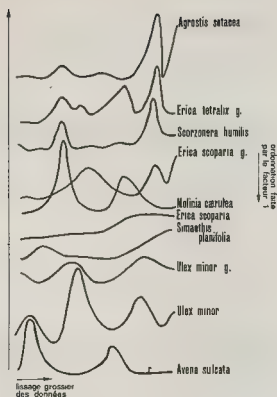


FIG. 5. — Ordonnation des espèces le long du transect.

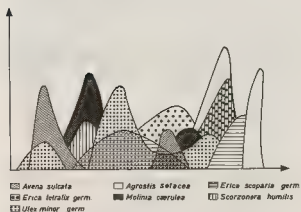


FIG. 6. — Résumé modélisé de la dispersion des espèces le long du transect.

des plaques d'*Agrostis setacea* dans les zones où le feu fut plus intense, cette espèce régénérant très facilement après incendie.

Cet « historical pattern », problème qui nous paraît correspondre beaucoup mieux à la situation de cette parcelle, tend à replacer la dynamique du peuplement dans la structure permanente du milieu tel qu'il se présentait avant l'incendie. Dans l'évolution de ce peuplement les structures observées resteront-elles en place et influenceront-elles d'une façon permanente sur l'évolution ultérieure du peuplement ? Ou, au contraire, changeront-elles d'une façon telle que leur relation avec le biotope apparaîtrait encore plus souple ?

Tout ceci justifiait donc une description précise de la situation lors de la première année de recolonisation de la lande.

Le « sociological pattern » dérivé des deux précédents donne l'impression d'être le fait essentiel dès la fin de la première année. La recolonisation intense entraîne, en effet, la couverture quasi-totale de l'espace disponible par les plantes des différentes espèces rencontrées, notamment les repousses d'*Ulex minor* et d'*Erica scoparia* qui constituent le « fond » de notre peuplement. Ce « sociological pattern » pourrait être le résultat des effets combinés de compétitions physiques mises en évidence au cours de cette étude (étouffement des jeunes plantes par les repousses à partir des chicots) et de compétitions chimiques liées à la production de substances allélopathiques, déjà mise en évidence chez *Erica scoparia* (BALLESTER *et al.*, 1977) et présumée chez *Ulex* (GEHU A., 1974).

V. — CONCLUSION

La mise en œuvre d'un échantillonnage quantitatif de la végétation associée à l'utilisation de l'outil statistique a permis dans un premier temps une définition précise de l'ensemble des structures spatiales au cours de la régénération de la lande. Elle précise

ensuite les différentes étapes de réinstallation du peuplement végétal et fait ressortir la structure en mosaïque qui caractérise la distribution de la majorité des espèces rencontrées dans le transect.

Ces différents aspects justifient un approfondissement des observations sur le terrain.

Cette étude a débouché sur un résumé modélisé de ce premier peuplement, étape indispensable à la compréhension de la dynamique des populations végétales rencontrées dans des landes subissant des incendies.

Ce travail est l'introduction à d'autres analyses sur l'évolution du peuplement au cours de la régénération de cette lande de Cravant-les-Coteaux après incendie.

REMERCIEMENTS.

Nous remercions Daniel CHESSEL pour ses précieux conseils et critiques, ainsi que Lyllyam GOMEZ ALVAREZ pour sa collaboration sur le terrain.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (D.J.), 1961. — The structure of some upland community. II. The pattern shown by *Vaccinium myrtillus* and *Calluna vulgaris*. *J. Ecol.*, **49**, 731-738.
- ANDERSON (D.J.), 1965. — Studies on structure in plant communities. I. An analysis of limestone grassland in Monk's Dale, Derbyshire. *J. Ecol.*, **53**, 97-107.
- ANDERSON (D.J.), 1967. — Studies on structure in plant communities. III. Data on pattern in colonizing species. *J. Ecol.*, **55**, 397-404.
- BALLESTER (A.), ALBO (J.M.), VIEITZ (E.), 1977. — The allelopathic potential of *Erica scoparia* L. *Oecologia* (Berl.) **30**, 55-61.
- BANNISTER (P.), 1965. — Biological flora of the British Isles — *Erica tetralix* L. *J. Ecol.*, **54**, 795-813.
- BARNES (H.), STANBURY (F.A.), 1951. — A statistical study of plant distribution during the colonization and early development of vegetation of china clay residues. *J. Ecol.*, **39**, 171-181.
- BONNIER (G.), 1934. — Flore complète de France. Librairie générale de l'enseignement, Paris, 12 vol.
- BOUXIN (G.), GAUTIER (N.), 1979. — Structure de la strate herbacée dans deux pelouses calcaires du district mosan. *Oecol. plant.*, **14**, 3 (sous presse).
- CLAPHAM (A.R.), TUTIN (T.G.), WARBURG (E.F.), 1962. — Flora of the British Isles. 2^e Ed. Cambridge University Press. 1269 p.
- CHESSEL (D.), DONADIEU (P.), 1977. — Introduction à l'étude horizontale en milieu steppique. III. Dispersion locale, densité et niveau d'implantation. *Oecol. plant.*, **12** (3), 221-240.
- CHESSEL (D.), 1978. — Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. In *Biométrie et Ecologie*. LEGAY J.M. et TOMASSONE R. *Société Française de Biométrie*, 45-135.
- CHESSEL (D.), GAUTIER (N.), 1979. — La description des communautés végétales : exemples d'utilisation de deux techniques statistiques adaptées aux mesures sur grilles ou transect. Actes du 7^e Colloque Informatique et Biosphère. Informatique et Biosphère, Paris, 87-101.
- CHESSEL (D.), 1979. — Etude des structures spatiales en forêt alluviale rhénane. II. Analyse de la dispersion monospécifique. *Oecol. plant.*, **14**, 3 (sous presse).
- CHESSEL (D.), GAUTIER (C.). — Statistical pattern analysis of a plant population measured by geometric sampling on a limited space. *Handbook of Science vegetation* (à paraître).
- DEBOUZIE (D.), CHESSEL (D.), DONADIEU (P.), KLEIN (D.), 1975. — Introduction à l'étude horizontale en milieu steppique. II. Le traitement statistique des lignes de placettes contiguës. *Oecol. Plant.*, **10**, 211-231.
- ESTÈVE (J.), 1978. — Les méthodes d'ordination : éléments pour une discussion. In *Biométrie et Ecologie*. LEGAY J.M. et TOMASSONE R. *Société Française de biométrie*, 223-251.
- GAUTIER (C.), 1979. — Analyses des grilles en présence absence. Cas mono- et multisécifiques. *Oecol. Plant.*, **14**, 3 (sous presse).
- GEHU (J.M.), FRANCK (J.), 1974. — Contribution à l'étude auto- et synécologique de l'Ajonc d'Europe. Thèse de Doctorat en Pharmacie.
- GEHU (J.M.), 1975. — Colloques phytosociologiques. II. La végétation des landes d'Europe occidentale. Lille, Cramer J. Vaduz, 1 vol., 398 p.

- GIMINGHAM (C.E.), 1971. — Ecology of heathlands. Science paperbacks. CHAPMAN and HALL, London, 265 p.
- GOUNOT (M.), 1969. — Méthodes d'études quantitatives de la végétation. Masson, Paris, 314 p.
- GREIG-SMITH (P.), 1961. — Data on pattern within plant communities. II. *Ammophila arenaria* (L.) Link. *J. Ecol.*, **49**, 703-708.
- GREIG-SMITH (P.), 1964. — Quantitative plant ecology. Butterworths, London, 2nd ed., 256 p.
- HOSSAERT-PALAUQUI (M.), 1980. — Régénération d'une lande après incendie. II. Reproduction sexuée et capacité de germination d'*Ulex minor* Roth (*U. nanus* Sm.), *Bull. Ecol.*, **11**, 3.
- KEATINGE (T.H.), 1975. — Plant community dynamics in wet heathland. *J. Ecol.*, **63**, 163-172.
- KERSHAW (K.A.), 1973. — Quantitative and dynamic plant ecology. Edward Arnold Limited, London, 2nd ed., 308 p.
- LONG (G.), POISSONNET (J.), POISSONNET (P.), GODRON (M.), DAGET (P.), 1970. — Méthode d'analyse par points de la végétation herbacée dense. Comparaison avec d'autres méthodes. C.E.P.E. Montpellier, 119 p.
- PHILLIPS (M.E.), 1954. — Studies in the quantitative ecology of *Eriophorum angustifolium* Roth. II. Competition and dispersal. *J. Ecol.*, **42**, 187-210.

ANNEXE

TABLEAU I

Liste des espèces recensées dans le transect (année 1977) :

<i>Agrostis setacea</i> Curt. (2)	<i>Erica scoparia</i> L. (3)	<i>Pinus pinaster</i> Aiton (+)
<i>Avena sulcata</i> Gay (2)	<i>Erica tetralix</i> L. (2)	<i>Polygala serpyllifolia</i> Hoss (+)
<i>Betula</i> sp. (+)	<i>Gentiana pneumonanthe</i> L. (+)	<i>Potentilla tormentilla</i> Stokes (+)
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull (1)	<i>Gladiolus cf. illyricus</i> Koch (+)	<i>Scorzonera humilis</i> L. (2)
<i>Cirsium anglicum</i> Link (+)	<i>Holcus lanatus</i> L. (+)	<i>Simaethis planifolia</i> (L.) Gren. et Godr. (2)
<i>Epilobium angustifolium</i> L. (+)	<i>Hypochaeris radicata</i> L. (+)	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill (+)
<i>Erica ciliaris</i> L. (1)	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench (3)	<i>Ulex minor</i> Roth (3)
<i>Erica cinerea</i> L.	<i>Pedicularis palustris</i> L. (+)	

(1) espèce peu fréquente ;

(2) espèce fréquente ;

(3) espèce très abondante ;

(+) espèce rare.

(Réf. : Flore complète de France, G. BONNIER (1934), 12 vol. Ed. Librairie Générale de l'Enseignement, Paris).
 Flora of the British Isles — A.R. CLAPHAM, T.G. TUTIN : EF WARBURG — Second Edition (1962) Ed Cambridge University-Press.

TABLEAU II
Ulex minor (Roth) germinations (mesure en dénombrement)

Ulex minor germ.

DATE	Nb total d'individus
1	2818
2	2511
3	2002
4	1163

Effectif total

00	5	8	11	24	33	5	12	27	28	29	37	13	11	37	48
16	33	28	11	41	15	9	10	1	8	4	12	6	8	15	9
9	21	23	33	9	21	13	20	13	18	6	29	14	13	14	16
24	32	46	75	61	56	47	93	17	39	38	28	11	3	34	24
32	39	22	7	17	19	8	41	31	13	3	4	13	21	11	16
13	2	5	13	13	35	23	33	25	11	8	26	31	17	14	42
63	26	44	51	27	16	21	10	21	20	17	12	14	26	22	12
6	2	6	15	25	21	11	25	21	26	15	15	21	36	24	33

Données numériques

BLOCS	I _D	I _{DNP}	I _{DL}	CASES VIDES	I _{CV}	V _L
1	10.54	-	-	-	11.72	244.09
2	16.57	2.05	17.71	-	10.36	194.95
4	27.12	3.70	26.74	-	12.89	184.55
8	42.60	3.83	35.91	-	19.89	241.02
16	52.13	2.99	51.28	-	15.02	196.25
32	39.62	1.53	66.46	-	13.09	104.28
64	9.54	0.62	74.41	-	3.80	9.54
128	-	-	76.09	-	-	-

Exemple d'analyse statistique - Date 1

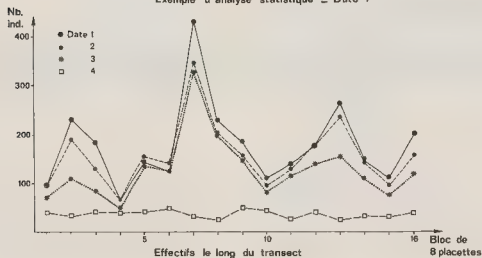


TABLEAU III
Agrostis setacea (L.) (mesure en dénombrement)

Agrostis setacea

DATE	Nb. total d'individus
1	1 8 7
2	2 3 2
3	2 2 1
4	2 1 8

Effectif total

1	1	5	1	-	-	1	1	-	-	1	2	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	1	4	-	1	4	3	3	3	1	-	-	-
-	-	2	-	-	1	-	2	2	-	-	2	-
2	1	1	-	-	3	2	2	2	1	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-
2	-	6	4	-	3	1	7	8	5	10	18	5
-	1	1	1	1	-	2	4	14	7	9	6	7

Données numériques

BLOCS	I _D	I _{DNP}	I _{DL}	CASES VIDES	I _{CV}	V _L
1	5.75	-	-	-	3.01	17.45
2	9.44	3.53	3.35	1.90	2.75	22.50
4	16.09	5.58	5.14	2.73	2.07	6.21
8	30.95	7.06	5.34	3.33	7.20	72.96
16	39.15	9.85	11.05	8.96	6.03	28.99
32	86.28	9.97	12.28	6.37	14.10	122.30
64	75.30	3.62	24.10	12.34	13.10	75.30
128	-	-	37.96	13.26	-	-

Exemple d'analyse statistique - Date 3

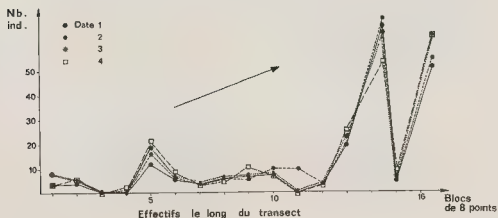


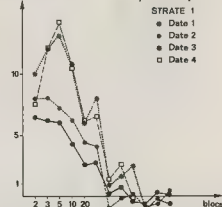
TABLEAU IV
Ulex minor (Roth) repousses, (mesure en présence-absence)

Ulex minor rep.

Strate Date	1	2	3	4
1	68	3	-	-
2	95	8	-	-
3	190	106	7	2
4	280	184	61	22

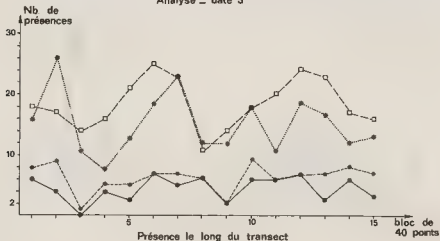
Nb. total de présences

Variation de la dispersion
non paramétrique



	Blocs	2	3	5	10	20	30	50	60	100	150	200	300
Strate 1	DNP	10.02	11.83	13.23	10.92	5.85	8.03	0.93	1.77	2.48	-0.99	-0.13	-0.39
	CV	5.20	5.52	5.98	5.71	3.26	4.44	-1.00	2.33	1.88	-1.32	-	-0.21
	Blocs CV	24	37	42	28	15	10	6	5	3	2	-	1
Strate 2	DNP	5.45	6.31	9.32	8.59	6.80	6.02	3.78	1.41	6.39	3.22	3.35	1.37
	CV	1.89	1.02	3.04	3.20	2.53	3.48	-0.92	0.22	2.36	2.74	-	1.51
	Blocs CV	14	24	27	23	14	10	6	5	3	2	-	1
Strate 3	DNP	3.82	2.36	6.58	5.75	6.37	4.27	3.81	1.65	1.54	2.07	-0.97	-0.68
	CV	0.50	0.04	2.36	1.63	2.82	2.37	2.42	1.60	1.92	2.64	-	-0.96
	Blocs CV	2	3	3	3	3	3	4	3	3	2	-	1

Analyse - date 3



RÉGÉNÉRATION D'UNE LANDE APRÈS INCENDIE

II — REPRODUCTION SEXUÉE ET CAPACITÉ DE GERMINATION D'*ULEX MINOR* ROTH (*ULEX NANUS* SM.)

par Martine HOSSAERT-PALAUQUI

I.B.E.A.S., Université François Rabelais, Avenue Monge
Parc Grandmont, 37200 Tours, A.T.P. 2391

RÉSUMÉ

Les études sur la dynamique de régénération d'une lande après incendie (Cravant-les-Côteaux, Indre-et-Loire, France) montrent qu'*Ulex minor* recolonise rapidement le biotope, notamment à partir des repousses issues d'une reproduction végétative. En effet, les observations faites sur l'évolution des organes reproducteurs depuis l'apparition des boutons floraux jusqu'à la matu-

ration des graines montrent que seulement 10 % de ces organes reproducteurs seront capables de donner des individus nouveaux. Alors que, suite au choc thermique dû à l'incendie, la germination des graines est nettement stimulée. Ainsi, la reproduction sexuée intervient pour augmenter les possibilités d'*Ulex minor* à occuper rapidement le sol mis à nu.

I. — INTRODUCTION

L'étude de la régénération d'une lande après incendie dans la région de Cravant - les - Coteaux (Indre-et-Loire), a mis en évidence le rôle prépondérant de la dispersion et de la multiplication d'*Ulex minor* dans l'évolution des premières populations (HOSSAERT-PALAUQUI et GAUTIER, 1980). Des observations périodiques au cours de ces travaux sur la colonisation du terrain incendié montrent que les *Ulex minor* évoluent différemment selon le mode de reproduction dont ils sont issus. Ainsi, la densité des individus provenant de la reproduction végétative (régénération des chicots brûlés) reste constante pendant la première année d'étude (tableau 1). Toutefois, leur occupation spatiale s'accroît par

la croissance des touffes (hauteur moyenne des repousses d'*Ulex minor* : $18,51 \text{ cm} \pm 0,63 \text{ cm}^*$ en mars 1977 et en août 1977 : $38,40 \text{ cm} \pm 1,73 \text{ cm}^*$). Par contre, les individus issus de la reproduction sexuée, très abondants dès le début de la régénération, disparaissent progressivement par la mortalité des plantules (tableau 1).

Ces résultats conduisent à étudier l'ensemble du processus de la reproduction sexuée d'*Ulex minor* pour interpréter son rôle dans la dynamique de régénération du peuplement. Pour cela, les organes reproducteurs ont été suivis depuis l'apparition des boutons floraux jusqu'à la maturation des graines.

Par ailleurs, le nombre de germinations d'*Ulex minor* comptabilisé dans le même transect d'étude

* Moyenne ± 1 fois Ecart type de la moyenne.

TABLEAU 1
Densité observée par placette (0,5 × 0,5 m)

Date	03/77	05/77	07/77	08/77	05/78	06/78
<i>Ulex minor</i> re pousses						
$\bar{m}$	1.97	1.97	1.97	1.97	3.76	3.16
s^2	3.37	3.37	3.37	3.37	6.57	2.99
<i>Ulex minor</i> germinations						
$\bar{m}$	28.02	20.14	15.64	9.55	-	0.07
s^2	232.09	166.25	141.59	39.72	-	-

en 1978, deux ans après l'incendie, est très faible (tableau 1). Or, GIMINGHAM et WHITTAKER (1967) dans les landes d'Ecosse ont mis en évidence l'action de la température au cours d'un incendie, sur l'accroissement de la capacité de germination de *Calluna vulgaris*. Il nous est donc paru important de tester l'influence de l'élévation de température sur la germination des graines d'ajoncs (*Ulex minor*) récoltées dans la parcelle étudiée.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODE

Toutes les expériences décrites se sont déroulées dans la parcelle de lande incendiée en juillet 1976 choisie pour l'étude de la dynamique de la régénération de l'ensemble du peuplement et déjà décrite à cette occasion (HOSSAERT-PALAUQUI et GAUTIER, 1980).

II.1. REPRODUCTION SEXUÉE.

Deux ans après l'incendie (1978), les repousses d'*Ulex minor* possèdent en moyenne 27 tiges par pied (27,26 tiges $\pm$ 0,48 *). Par contre, la distribution du diamètre moyen de la repousse présente 2

modes : l'un correspond à un diamètre moyen de 0,50 m et l'autre de 1,0 m.

L'évolution de 4 pieds d'Ajonc (deux de diamètre moyen 0,50 m et deux de diamètre moyen 1,0 m) a donc été suivie systématiquement. Ces 4 pieds ont, par ailleurs été caractérisés par le nombre de tiges, la taille et l'orientation de chaque tige. Sur chacune des tiges, préalablement numérotées, ont été relevés au moins une fois par mois, le nombre et l'état des organes reproducteurs : boutons floraux, fleurs épanouies (fleurs jaunes), fleurs fanées (dès que les pétales brunissent et se dessèchent), gousses vertes, gousses mûres (gousses dures et brunes, graines mûres), nombre de graines. La répétition des comptages montre que le dénombrement des organes reproducteurs est de ± 2 organes reproducteurs au début des observations (novembre à mars) et de ± 1 organe reproducteur à la fin des observations (avril à juin).

II.2. CAPACITÉ DE GERMINATION.

Sept lots de 50 graines (4 répétitions par lot) d'*Ulex minor* provenant de gousses mûres récoltées en juin 78 sur la parcelle étudiée, ont été soumis, par référence aux travaux de GIMINGHAM et WHITTAKER, aux températures indiquées ci-dessous :

T° (en étuve)

60°	2 h
60°	24 h
80°	30 mn
80°	2 h
120°	2 mn
120°	30 mn
200°	2 mn

Après un retour progressif à la température ambiante, les sept lots de graines traitées sont mis à germer parallèlement à 1 lot témoin, à la température du laboratoire (20° $\pm$ 2 °C) et en atmosphère saturée d'humidité.

Le nombre de graines germées est relevé quotidiennement pendant 120 jours.

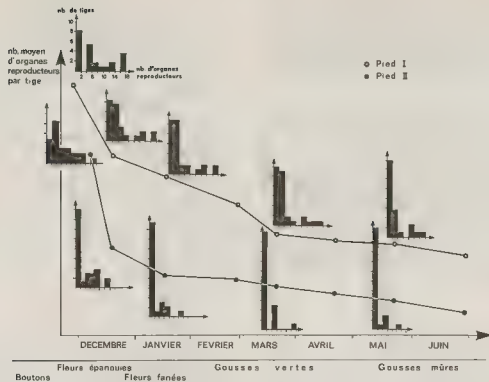


FIG. 1. — Evolution du nombre d'organes reproducteurs dans le temps pour *Ulex minor*, Roth, Pieds I et II (diamètre moyen : 0,5 m).

III. — RÉSULTATS

III.1. EVOLUTION DE LA DENSITÉ DES ORGANES REPRODUCTEURS.

Les figures 1 et 2 montrent l'évolution du nombre d'organes reproducteurs par tige aux 5 stades choisis pour chacun des deux pieds de diamètre moyen 0,5 m (fig. 1) et de 1,0 m (fig. 2). Elles fournissent également les histogrammes de distribution des tiges de chaque pied en fonction du nombre total d'organes reproducteurs recensé.

Pour chaque repousse, le nombre relatif d'organes reproducteurs suit la même évolution dans le temps : une très forte régression.

Malgré un nombre de fleurs épanouies abondant, notamment pour les pieds I et II, le nombre de gousses présentes sur chaque tige au moment de la maturation des graines est très faible (fig. 1 et 2).

La chute la plus abondante de ces organes reproducteurs a toujours lieu en décembre, lors du passage des fleurs épanouies en fleurs fanées, c'est-à-dire après la fécondation. Cependant, on observe que la stérilité d'une fleur n'entraîne pas obligatoirement sa chute.

Les observations effectuées sur ces tiges laissent supposer que l'influence du milieu extérieur, telle l'action du vent ou de l'ensoleillement, ou des variations de l'apport en éléments nutritifs, pour les différentes tiges et organes reproducteurs, ne semblent déterminants ni dans l'abondance de la floraison initiale, ni dans la vitesse de chute des fleurs et des gousses.

L'interprétation biologique de cette perte en organes reproducteurs apparaît donc très délicate et relèverait d'expériences physiologiques approfondies, justifiées par les phénomènes mis en évidence dans ce travail sur la dynamique de régénération d'*Ulex minor*.

Mais il nous est apparu important ici, de faire ressortir qu'en dépit d'une floraison abondante, la production graminée reste faible.

Ce phénomène est encore accru par l'action des insectes consommateurs (*Apion lemovicinum*, Huffin, *Sitona tibialis*, Herbst) de fleurs et de gousses d'ajoncs nains. Les gousses contiennent 1 ou 2 graines, rarement 3, et il faut compter globalement 30 % des graines détruites sur les pieds (1,73 graines/gousses $\pm$ 0,095*)

III.2. CAPACITÉ DE GERMINATION.

La figure 3 indique pour les lots de graines d'*Ulex minor* traitées (50 graines/lot) l'évolution des germinations cumulées pendant la durée totale de l'expérience. Ces expériences ont été répétées quatre fois et dans tous les cas, les résultats sont voisins (Tableau 2).

Dans les conditions expérimentales de température et d'humidité (20 °C-100 % humidité relative) seulement 14 à 16 % des graines d'Ajoncs récoltées sont capables de germer. Par contre, un prétraitement thermique induit fortement la germination de l'Ajonc nain (*U. minor*).

Un passage à 60 °C pendant 24 h semble plus favorable à une germination de l'Ajonc (78 % de graines germées). Néanmoins, l'accroissement du taux de germination est aussi significatif pour des durées d'action de la chaleur (60 °C) plus courtes (60 °C; 2 h), ou pour des températures plus élevées (80 °C; 120 °C), (60 % et 52 % de graines germées, fig. 3).

TABLEAU 2

Pourcentage de graines d'*Ulex minor* germées, après différents traitements thermiques (temps d'observation : 120 jours)

Type de traitement	Lot n°			
	1	2	3	4
Témoin	16	14	15	14
60° C ; 24 h	78	76	74	79
60° C ; 2 h	52	57	60	62
80° C ; 2 h	48	49	51	46
80° C ; 30 mn	58	64	62	61
120° C ; 30 mn	0	0	-	-
120° C ; 2 mn	57	52	-	-
200° C ; 2 mn	0	0	0	0

Par contre, un passage trop prolongé à 120 °C (30 mn) ou à une température de 200 °C empêche totalement la germination.

WHITTAKER et GIMINGHAM (1962) estiment que lors d'un incendie contrôlé d'une lande à *Callune*, les graines normalement protégées par au moins 1 cm de litière sont exposées à des températures qui oscillent entre + 40 °C et 140 °C.

La relation existant entre l'augmentation de la fréquence des graines germées et un traitement thermique entre 60 °C et 120 °C montre donc l'effet considérable de l'incendie sur la germination d'*Ulex minor*.

IV. — CONCLUSION

Au cours de la reproduction sexuée, *Ulex minor* fournit un grand nombre de fleurs. Cependant, peu de graines arrivent jusqu'à la maturité. Elles sont,

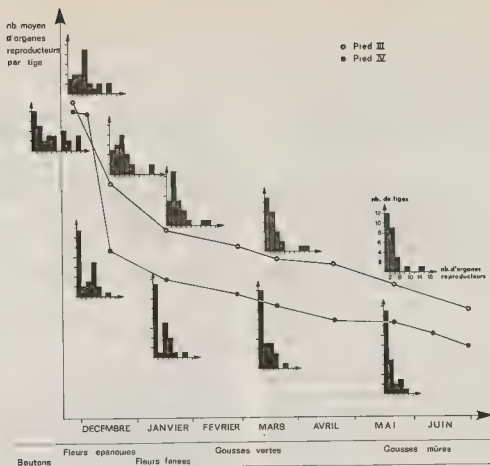


FIG. 2. — Evolution du nombre d'organes reproducteurs dans le temps pour *Ulex minor*, Roth, Pieds III et IV (diamètre moyen : 1,0 m).

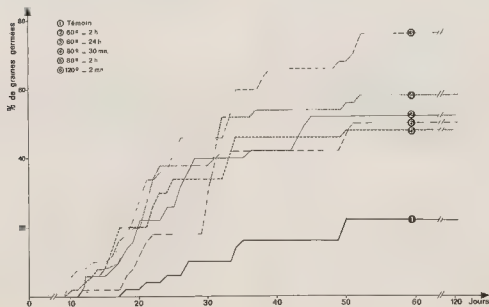


FIG. 3. — Evolution des pourcentages de graines germées d'*Ulex minor* (Roth) après différents traitements thermiques.

également, détruites en grand nombre par les Curculionidae. De plus, sans l'intervention de perturbations majeures, ces graines ont une faible capacité de germination. Ce n'est finalement que 10 % des graines produites qui seront capables de fournir des individus nouveaux.

Tout ceci fait ressortir que les possibilités de colonisation de l'Ajonc au moyen de la reproduction sexuée sont normalement limitées. La propagation de l'Ajonc s'effectue donc, essentiellement par la voie végétative. Mais, dans le cas d'un incendie, la reproduction sexuée se trouve nettement favorisée. D'une part, suite à la forte élévation de la chaleur au sol, les graines ont leur capacité de germination nettement stimulée; d'autre part, la mise à nu du terrain permet un développement plus rapide de jeunes plantules (apport de lumière, plus grande possibilité d'occupation spatiale, moins de compétition). Suite à la perturbation engendrée par l'incendie, la reproduction sexuée ainsi activée intervient, alors, pour pallier momentanément la possibilité de colonisation rapide du biotope par les repousses végétatives d'*Ulex minor*.

BIBLIOGRAPHIE

- BRADSHAW (A.O.), 1972. — Some of the evolutionary consequences of being a plant. *Evolutionary biology*, 5, 25-46.
- GERU-FRANCK (J.), 1974. — Contribution à l'étude auto- et synécologique de l'Ajonc d'Europe (*Ulex europaeus* L.). Thèse de Doctorat d'Etat en Pharmacie n° 231, Université de Lille II.
- GIMINGHAM (C.H.), 1972. — Ecology of heathlands. Science paperbacks. Chapman and Hall, London, 265 p.
- HARPER (J.L.), 1977. — Population biology of plants. Academic Press London, New York. San Francisco, 892 p.
- HEYDECKER (W.), 1973. — Seed ecology. Proceedings of the nineteenth easter school in agricultural science. University of Nottingham, London Butterworths, London, 578 p.
- HOSSAERT-PALAUQUI (M.), GAUTIER (N.), 1980. — Régénération d'une lande après incendie. I. Evolution du peuplement végétal au cours de la première année (en préparation).
- WHITTAKER (E.), 1961. — Temperatures in heath fires. *J. Ecol.*, 49, 709-15.
- WHITTAKER (E.), GIMINGHAM (C.H.), 1962. — The effects of fire on regeneration of *Calluna vulgaris* (L.) Hull from seed. *J. Ecol.*, 50, 815-822.

A MARKOVIAN APPROACH TO THE STUDY OF HEATH VEGETATION DYNAMICS

by Colin J. LEGG

*Department of Biological Sciences, University of Exeter,
Exeter, Great Britain.*

ABSTRACT

Many types of vegetation are mosaics of locally dominant species. Vegetation change occurs largely by the dominant species of a patch being replaced by another species. Transition probabilities can be associated with each possible change of dominant, and the vegetation dynamics may then be considered as a Markovian system. A matrix model of vegetation change was constructed and tested in heath (Arcto-

staphyleto-Callunetum) vegetation. It was shown that the transition probabilities changed as the plants of Calluna vulgaris reached the degenerate phase. By incorporating an age-dependent effect into the model the predictive properties were greatly improved. The value of the model in the study of vegetation dynamics is discussed.

INTRODUCTION

Heath vegetation is not uniform but displays a fine-grained pattern of variation in both structure and composition. There are also variations with time. The component species are continually establishing, growing and dying. There is therefore a continual process of change in structure and composition at any one point caused by the life-history phenomena of the plants concerned. Further, most European heaths are subject to periodic fires which destroy the above-ground structure of the vegetation. A high proportion of stands of heath vegetation are therefore in a state of succession towards the uneven-aged structure of older stands. In a stand which is more than 30-40 years old the establishment of new

individuals is more or less balanced by the death of plants of the same species. There are certain species which are characteristic of the early phases of this succession and others which are only found in the later stages. In regularly burned vegetation, however, both groups are important components of the total community, present throughout the fire cycle as propagules remaining dormant in the soil, or as a constant rain of seeds from neighbouring stands of different ages.

This paper introduces a simple model of vegetation dynamics and succession which considers the interactions between species characteristic of different phases of the succession. Vegetation is described as a fine-grained mosaic of patches, each dominated by individuals of one or two species, and vegetation change is considered to be a process of replacement

of one dominant species by another. Thus, the pattern and dynamic processes occurring in the vegetation are related to the life-history phenomena of the component plants. The details of the model are described elsewhere (LEGG, 1978), but the basic principles involved and some of the theoretical consequences of the model will be considered here.

Though the model is clearly an oversimplification of the actual process of succession, it represents a new way of looking at heath vegetation dynamics and raises several points of interest. It is applied here to a regularly burned *Arctostaphylo*-*Callunetum* community in the north-east of Scotland for which it has proved valuable in a study of the development of community structure in the post-fire succession.

HEATH VEGETATION AS A MOSAIC

The vegetation studied occurs on the well-drained, glacial gravel deposits of the Muir of Dinnet, Aberdeenshire. Consequently, the *Calluna vulgaris* (L.) Hull does not grow in pure monoculture but is accompanied by *Erica cinerea* L. and *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. Because of the dry soils and relatively small accumulation of humus, fires tend to be severe, resulting in a slow regeneration of the *Calluna* which establishes mostly from buried seed rather than sprouting root stocks. The post-burn vegetation, therefore, has a high diversity of plants colonizing either from the deeply buried rhizomes of herbaceous perennials, or from seeds surviving the fire and invading from nearby unburned stands.

Once established, the individual plants spread over the bare soil into the space available to them, resulting in a mosaic of individual plants. The composition and structure of the community at this stage are dependent on the abundance and distribution of propagules after the fire, and on the germination and growth rates of the species (i.e. their ability to 'capture' space in the environment).

Individual plants expand until their circles of influence overlap where interactions or competition will occur. In most cases the outcome of such competition is inevitable and is determined by the habit, morphology and growth rates of the two species concerned. The species with the higher competitive power grows over and dominates the subordinate species. The subordinate plant usually dies but may do so very slowly, remaining in a state of zero or negative net growth for several years. Dense tussock-forming species, such as *Festuca ovina* L. or *Carex pilulifera* L., may survive for as much as 10-15 years after being overgrown by *Calluna*. The tussock gets thinner each year until only a ring of isolated tillers remains. Other plants, including *Potentilla erecta* (L.) Rausch., *Hypericum pulchrum* L. and *Genista anglica* L., survive for long periods within the canopy of another, dominant species by adapting their form according to the environment. Thus, when grown in isolation, these species form fairly dense individuals, but in competition with *Calluna* they produce long, straggling branches which penetrate the shrub canopy. Consequently, these species may remain as part of the community but contribute little to the structure of the community, hardly influencing the growth of the dominant species. These species will be referred to as non-dominant plants associated with the dominant species. In contrast, the growth form of other mat- or tussock-forming, or shrubby species maintains a dense growth with discrete boundaries. These plants, which may be considered as local dominants, suppress the growth of other, subordinate plants and so, because of their discrete form, maintain the pattern and mosaic in the community. Not until a vertical structure develops in the community can two such local dominants co-exist on the same patch of ground where each species may dominate its own stratum.

The vegetation, then, may be considered to be a mosaic of patches, each dominated by a single (or rarely two) species, and vegetation change may be considered as a process whereby one local dominant is replaced by a neighbouring species or by the establishment of a new individual within that patch.

A MARKOVIAN MODEL OF VEGETATION DYNAMICS

WATT (1947) proposed a simple model to describe the vegetation dynamics of a Dwarf Callunetum community in North East Scotland (Figure 1). He recognized three species which could be locally dominant. Together with bare soil, this made a system of four "phases", or states as they will be called here, representing either patches of bare soil, or patches in the vegetation dominated by *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris* or *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Rabenh. The transition of a patch of ground from one state to another (i.e. a change of dominant) depends on a combination of many factors such as the nature of neighbouring patches, the age of the dominant plant, the abundance of potentially invading propagules, and so on. However, when considering a large number of such patches over a certain time period, probabilities may be associated with each of the possible transitions and the system may be considered to be Markovian.

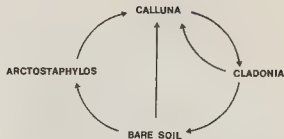


FIG. 1. — A simple model of vegetation dynamics in Dwarf Callunetum in North East Scotland. (From WATT, 1947 : Figure 2).

This model may be condensed into matrix form and generalized for a system with n states as follows:

$$\begin{bmatrix} q_{a,t+1} \\ q_{b,t+1} \\ \vdots \\ q_{i,t+1} \\ \vdots \\ q_{n,t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} p_{a,a} & p_{a,b} & \dots & p_{a,i} & \dots & p_{a,n} \\ p_{b,a} & p_{b,b} & \dots & p_{b,i} & \dots & p_{b,n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{i,a} & p_{i,b} & \dots & p_{i,i} & \dots & p_{i,n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{n,a} & p_{n,b} & \dots & p_{n,i} & \dots & p_{n,n} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} q_{a,t} \\ q_{b,t} \\ \vdots \\ q_{i,t} \\ \vdots \\ q_{n,t} \end{bmatrix}$$

$$\text{or: } q_{t+1} = P \cdot q_t$$

The model can therefore be quantified (Figure 2). If q_a is the proportion of ground in the state A ("bare soil"), q_b the proportion of ground covered by the state B ("Arctostaphylos") and $p_{b,a}$ is the probability that a patch in state A will change to state B within a unit time period, then the probability of a patch of bare soil remaining unchanged for a unit time period is $p_{a,a}$. The change in quantity of each state present over a unit time period can now be estimated. For example, the quantity of state B formed at time 1, $q_{b,1}$, is given by the amount of state A present at time 0, $q_{a,0}$, multiplied by the probability of a transition from A to B, $p_{b,a}$. The amount of B remaining unchanged over that time period will similarly be given by $q_{b,0} \cdot p_{b,b}$. Thus the total quantity of B present at time 1, $q_{b,1}$, is given by:

$$q_{b,1} = q_{a,0} \cdot p_{b,a} + q_{b,0} \cdot p_{b,b}$$

A matrix model of community dynamics similar to that described above was proposed by MacARTHUR (1958), who applied the Leslie Matrix Model of population growth (LESLIE, 1945) to the structure of communities. The model was then considered in more detail by ANDERSON (1966) but both authors regarded the basic unit of the community to be a single individual organism of a single species. For most plant communities the number of species involved and the problems of defining the "individual" make it prohibitively difficult to apply the theory to

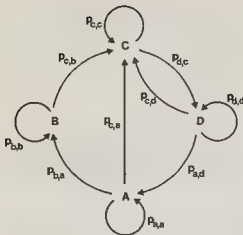


FIG. 2. — A quantitative expression of Watt's model (Figure 1) in which $p_{x,y}$ is the probability that a patch of ground dominated by species Y will become dominated by species X within a unit time interval.

a real community. HORN (1975 a, 1975 b, 1976) has, however, successfully modelled the successional changes occurring in the mixed deciduous woods of New Jersey, North America, where the small number of species, each with an individual stem, made this possible. An attempt to simplify the complexity of a natural community has also been made by KAUPPI, HARI and KELLOMÄKI (1978) who categorized plant species as being either pioneer, climax or intermediate, which made up the three "states" of their model. They further made the assumption that a change could only occur in one direction. This definition of the categories or states, together with the construction of the matrix in such a way that change must be hierarchical, reduces the value of their model.

The concept of vegetation as a mosaic as proposed by WATT (1947), however, enables one to describe the community and spatial relations of the component "states" in terms of "the aggregates of individuals and of species which form different kinds of patches". The application of the matrix model then becomes quite feasible for a community such as the heath described here.

APPLICATION OF THE MODEL

In order to test the model it was first necessary to define the kinds of patch, or the states, present in the vegetation. Stands of several ages were examined (ranging from 3 years after a fire to more than 30 years) and many types of patch could have been recognized, particularly in the youngest stands where almost every individual plant dominates a small area and each species could be considered as a separate state. It was therefore necessary to ignore several of the rarer species and to group others according to their life-form and ecological behaviour. Thus, for instance, patches dominated by crustose lichens (*Lecidea* spp.) and some small acrocarpous mosses were included in the state "bare ground", while the squamulose *Cladonia* species were considered as a separate state. All grasses and sedges (*Carex* spp.) were similarly grouped into a single state, to which were added the few patches dominated by creeping forbs found in the youngest stand. Conversely, *Calluna* occurs in several lifeforms and may be associated with several ground layer species. It was therefore considered necessary to define four states each containing *Calluna* as the dominant of the shrub layer with three possible ground layer species dominating the vegetation beneath the *Calluna* canopy.

The number of states was therefore subjectively reduced to 15 and their definitions were based on the commonest species (or pair of species) which appeared to act as local dominants. It was found that most of the observed patches in the vegetation could be assigned to one of these states, or to an intermediate, transition stage between two of the states.

A transition probability matrix was estimated for these 15 states by examining 100 small (10×10 cm) random quadrats in each of 5 stands of different ages. Where a quadrat clearly fell across the boundary between two patches in the vegetation only that occupying the larger area was considered. The

present state was recorded together with a note of any obvious vegetation change which either had taken place in the recent past or was currently taking place. The transitions were easily recognized, for instance, by the presence of a few pioneering shoots of *Agrostis canina* L. in a patch of bare ground, the remains of the podetia of *Cladonia* spp. beneath the prostrate branches of *Arctostaphylos uva-ursi*, the close proximity of a rapidly spreading bush of *Calluna*, and so on. Where no change could be detected, only the present state was recorded.

The numbers of observed transitions were collected together and expressed as probabilities for each state by dividing by the total number of observations for that state. These estimates of the transition probabilities were used to construct the matrix **P**.

The transition probability matrix is a model of vegetation change in the heath community which can be tested by comparing predictions made from that matrix with the observed post-fire succession in the vegetation. The initial status of the community immediately after a heath fire is 100 % bare ground. This was used as a starting point for the model by setting the vector q_0 with the value 1.0 for the proportion of area occupied by the state "bare ground" and 0.0 for all other states. Pre-multiplication by the transition probability matrix gave a prediction of q_1 , the status of the community at time $t = 1$; hence q_2, q_3 , etc.

Some of the results of these predictions are given in Figure 3, in which the proportion of ground covered by each of the seven more important states is plotted against time (i.e. number of multiplications of the model). The model predicted that the vegetation would pass through several phases of development characterized by the most abundant states as follows (a brief description of the states is given in the legend to Figure 3):

- (1) "Grasses" after the first multiplication;
- (2) "Erica" after the second multiplication;
- (3) "Calluna" from 3-5 multiplications;
- (4) "Calluna with Hypnum" from 6-10 multiplications;
- and (5) "Calluna with Pleurozium" thereafter.

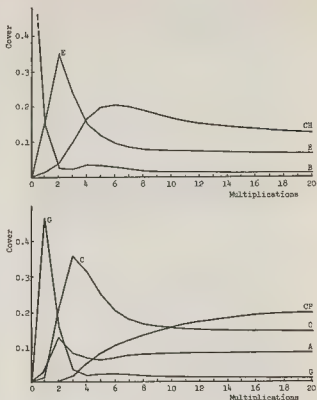


FIG. 3. — Proportions of ground occupied by 7 of the 15 states as predicted by the simple matrix model, plotted against number of multiplications by the transition probability matrix

- A = "Arctostaphylos" — dominated by *Arctostaphylos uva-ursi*
 B = "Bare ground" — ground exposed by fire including that occupied by *Lecidea* spp., *Ceratodon purpureus* and *Polytrichum* spp.
 C = "Calluna" — dominated by *Calluna vulgaris* alone
 CH = "Calluna with Hypnum" — shrub layer dominated by *Calluna vulgaris*; ground layer dominated by *Hypnum cupressiforme*
 CP = "Calluna with Pleurozium" — shrub layer dominated by *Calluna vulgaris*, ground layer with *Pleurozium schreberi* and *Hylocomium splendens*.
 E = "Erica" — dominated by *Erica cinerea*.
 G = "Grasses" — dominated by grasses (Graminae) and *Carex* spp.

These predictions clearly correspond closely with the observed succession in which the vegetation could be recognized as passing through five phases:

- (1) an initial phase (ca. 1-4 years after a fire) in which the vegetation was dominated by *Agros-*

tis canina and *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. with abundant *Erica cinerea* and *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. (included for the purposes of the model in the state "bare ground").

- (2) a pioneer phase (ca. 5-9 years) with discrete bushes of *Erica cinerea* and *Calluna vulgaris* with gaps occupied by *Arctostaphylos uva-ursi*.
- (3) a building phase (ca. 10-16 years) with the shrub canopy dominated entirely by *Calluna vulgaris*. Though present with quite high cover as an understorey shrub, *Erica cinerea* was rarely a local dominant in this phase.
- (4) a mature phase (17-30 years) in which the *Calluna* canopy had opened out sufficiently to permit the shade tolerant moss *Hypnum cupressiforme* var. *ericetorum* B., S. & G. to dominate the ground layer.
- (5) a degenerate phase (more than 30 years) in which the *Calluna* stems had collapsed, resulting in almost equal quantities of *Erica cinerea* and *Arctostaphylos uva-ursi* dominating the gaps in the canopy, and in which the more light demanding mosses *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. and *Hylocomium splendens* (Hedw.) B., S. & G. had partially replaced *Hypnum cupressiforme*.

The predictions do not correspond perfectly to the observed succession which shows greater fluctuations in the abundance of each state. For example, the observed total cover of the four states containing dominant *Calluna* increases to 90 % in the mature phase and decreases to 60 % in the degenerate phase; the predictions however, do not exceed 60 % in the middle phases and show no subsequent decline. Similarly, *Erica cinerea* is rare as a local dominant in the mature phase but frequent in the degenerate phase; there is no predicted increase of *Erica cinerea* in the later phases of the succession.

OBJECTIONS TO THE MODEL

There are several objections to the assumptions on which the model is based and the way in which it has been applied; only two will be considered here:

- (1) The unit time interval is not defined for data collected in this way. This means, firstly, that some transitions will be over-recorded while the more obscure transitions, which leave no persistent evidence of the former state, will inevitably be under-recorded. Secondly, no time scale can be associated with the number of multiplications in Figure 3 except by relating the phases of development predicted by the model with the observed phases of the succession. By doing this it may be deduced that one multiplication of the model is equivalent to 2.5-3 years.
- (2) It is assumed that the transition probabilities are constant and are affected neither by the abundance of the states concerned at that time, nor by the age of the plants or any previous history of the patch.

Although the under-recording of certain transitions influences the predictions to some extent, it is the latter objection which seems the most significant.

Calluna plants colonizing bare ground following a heath fire tend to be of much the same age and thus all the plants in the resulting even-aged stands pass through the morphological phases of growth simultaneously. As the dominant plant of the heath community, *Calluna* is rarely replaced by other species when in its more vigorous phases of growth. However, the plant has a limited life-span which seldom exceeds 30 years under these conditions (GIMINGHAM, 1972). After this period the dominance of *Calluna* will almost certainly be replaced by some other state. Morphologically young *Calluna* plants may however result from the rooting of prostrate branches.

It might thus be expected that the transition probabilities for *Calluna* will change with the age of

the stand of plants. This was confirmed by comparing the transition probabilities for the state "Calluna with Hypnum" in the building and mature stands with those in the degenerate stand. The proportion of observations of this state showing no signs of change (p_{ii}) declined from 78 % to 21 %. It was considered necessary for these changes in the transition probabilities as the *Calluna* ages to be incorporated into the model.

THE AGE-DEPENDENT MODEL

The observed transitions were separated into two matrices. Transitions concerning *Calluna*-bearing states with vigorous *Calluna* and the transitions of all other states were collected into the matrix P' . The second matrix, D , was constructed from the transitions of the four *Calluna*-bearing states only. Transitions were included only where the dominant plant was observed to have reached the morphologically degenerate phase of growth, and in which its dominance was being lost to some other species. This was called the degenerate-phase transition probability matrix.

The assumption was then made that, though normally subject to the transition probability matrix P' , a patch of ground could not be occupied by any of the four *Calluna*-bearing states for more than 7 consecutive multiplications of the model. Such patches in the mosaic were deemed to have reached the degenerate phase and so were subject to the degenerate transition matrix. They would therefore, inevitably, be replaced by a non-*Calluna*-bearing state. The result was a model of the dynamics of heath vegetation incorporating the limited life-span of *Calluna* and the changed transition probabilities of degenerate *Calluna*. This new model was tested as before by predicting the changes which would ensue following a heath fire. The results for the most important states are given in Figure 4.

The predictions are, initially, much the same as those from the simple model (Figure 3) except for

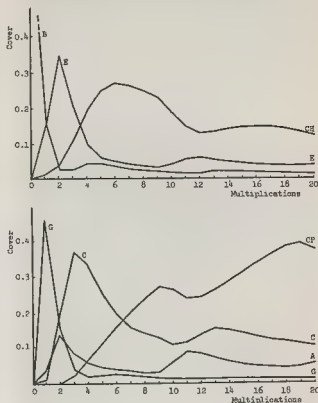


FIG. 4. — Proportions of ground occupied by 7 of the 15 states, as predicted by the "age-dependent" model plotted against the number of multiplications by the transition probability matrix. See legend to Figure 3 for key.

the higher peaks in the abundance of the four states containing *Calluna* as a dominant, and the more rapid decline of the states "Erica" and "Arctostaphylos". After about 10 multiplications, however, as the *Calluna* is deemed to start entering the degenerate phase, there is a decline in the cover contributed by the *Calluna*-bearing states, resulting in a second peak in the abundance of "Erica" and "Arctostaphylos". These predictions are therefore much closer to the observed succession than the predictions of the simple model, reflecting the peak in abundance of *Calluna* in the mature phase followed by a decline in dominance in the degenerate phase. Both *Erica cinerea* and *Arctostaphylos uva-ursi* are predicted to

have a bimodal distribution reflecting their ability to colonize the gaps created in the degenerate *Calluna* canopy.

DISCUSSION

Two models have been described above which consider vegetation change to be either a simple Markovian process of replacements, or a modified Markovian system incorporating an age effect of the major dominant. Their predictive properties are of trivial significance except for the purpose of testing the models. To extrapolate from the models to predict phases of vegetation development beyond those from which data were collected would be dangerous. Their main values are as descriptive models of the patterns and processes of vegetation change occurring in the heath community. Many of the features of the vegetation which are described by the model have been alluded to by WATT (1947) in his Presidential address to the British Ecological Society entitled "Pattern and Process in the Plant Community", but here they are given a more mathematical foundation upon which hypotheses can be based and tested, and from which more rigorous studies of the succession process can be made.

It is a postulate of the model that the vegetation is a mosaic of discrete patches, each of which has the characteristics of one of a limited number of states (equivalent to the "phases" of WATT, 1947). These states have been defined here simply by the one or two species which apparently dominate the vegetation in that tessera of the mosaic. In heath vegetation these patches of the mosaic do not always have sharply defined boundaries, nor do they fall clearly into states such that all patches of one state are identical. A certain intermingling of the local dominants and associated flora and fauna may occur at the boundaries between patches. It is also necessary, in applying the model, to group together patches dominated by several different species into a single

state (e.g. all grass and *Carex* species into the state "grasses"). There will therefore be a certain amount of variation within states.

A second postulate of the model is that each state has its own characteristic set of transition probabilities. Time is considered to be a discrete variate such that not more than one transition can occur within any one time interval. Change at a particular patch is then a stochastic process which is governed by a particular set of transition probabilities. Thus, when considering a large area with a large number of patches, the model becomes deterministic. In nature the transitions do not occur at discrete time intervals and, for the more ephemeral states, several transitions may occur in quick succession. Conversely, the transition process may be quite slow such that at any one time a proportion of patches appears to be of intermediate status between two of the defined states. The transition probabilities as used in the simple model are constant and therefore independent of both time and the distribution of other states in the neighbourhood of the patch. It has been shown above that the age of *Calluna* plants strongly influences the transition probabilities of patches with *Calluna* as a dominant. There is therefore a time-dependent factor influencing the transition probabilities. This effect was incorporated into the age-dependent model as a step function occurring after the seventh multiplication for which a patch has contained dominant *Calluna*. The change in morphology from mature-phase to degenerate-phase *Calluna* is a gradual process occurring over a period of several years and, ideally, the transition probabilities should also be continuous variables. The transition from the state dominated by pure *Calluna* to "*Calluna* with *Hypnum*" is probably also age related, depending on the change in morphology of *Calluna* from the building phase to the mature phase and should be included as such in the model.

It has been suggested here that the most common form of transition in the heath community, particularly after the pioneer phase of the post-fire succession, is due to the centrifugal spread of a plant from the neighbouring patches rather than by the establish-

ment of a new individual within that patch. It follows, therefore, that the transition probabilities for any patch of ground will be dependent on the composition of the neighbouring patches and on the density of the various states concerned. Thus, if a particular species increases or decreases in abundance through the succession, all other transitions involving that species will be affected. Clearly, therefore, the system is not strictly Markovian. Several of the errors involved have been minimized by estimating the transition probabilities from data which were collected equally from several stands representing a complete age range from post-burn to degenerate phases. Thus, where the transition probabilities fluctuate in a time-dependent manner or relate to the fluctuating density of certain species, an average value is obtained. For this reason it is considered dangerous to extrapolate from the model towards vegetation types not included in the sampling procedure.

Despite the weaknesses of the data with which the model was tested and the discrepancies in the basic assumptions of the model listed above, the predicted changes in the composition of the vegetation bear a remarkably close resemblance to the observed post-fire succession, particularly after the inclusion of the time-related age effects of *Calluna*. It is proposed, therefore, that the model gives a valid and useful first approximation to the dynamic processes occurring in the post-fire succession of the heath community from which several useful concepts may be drawn.

If a limited number of states can be defined for a community, then the transition probabilities are measures of the ecological properties of the states in terms of their competitive vigour and status relative to the other states in the community. If each state has a unique set of transition probabilities this reflects the ecological differences between states. Each of the dominants creates a different micro-environment which influences the growth of other species, and so each state may be expected to have a unique assemblage of associated fauna and subordinate flora. The plant community may therefore

be considered to be a fine-grained mosaic of sub-communities dynamically related to one another and with ecological properties described by the transition probabilities. The transition probabilities may be used to demonstrate the ecological differences between states. For instance, the comparison of the transitions of "*Calluna* with *Hypnum*" in the degenerate stand with those observed in building and mature stands revealed the distinction between vigorous and degenerate *Calluna*. These two states have very different ecological properties.

The elements on the leading diagonal of the transition probability matrix represent the probability that a state will remain unchanged over a unit of time. As such, they are direct measures of the stability of each state and show the contribution of that state to the stability of the community (using stability in the sense of simple lack of change, or constancy (LEWONTIN, 1969)). Conservely, states with a small value on the leading diagonal will be ephemeral with a high probability of change and short duration in the community. Information about the invasive properties of each state can be gained by examining the probabilities of formation of that state from each of the others (the rows of the transition probability matrix).

The transition probability matrix reveals the complexity of the succession. Clearly it is not a simple obligatory succession. A patch of ground of one state may, at the next transition, become dominated by any one of a number of other states.

There are therefore many different possible pathways which a patch of vegetation could follow. This complexity gives the model a considerable robustness such that small changes in some of the transition probabilities have very little effect on the predictions made from the model. This is a reflection of the "robustness" of the heath vegetation in that a very similar structure and association of species may occur in several localities despite small variations in the environmental conditions. Though these changes will inevitably influence the transition probabilities, they may not have significant effects on the overall balance between species. It can also be seen

from the model that certain transitions are of far greater significance than others where they concern the stability of the more abundant states. Changes in the transition probabilities for one of the more ephemeral states may influence the behaviour of that state without significantly affecting the abundance of any other states.

The term "succession" implies that the changes in the vegetation are, in some way, directional. It can be seen from the predictions of the model that, when considering a large number of patches, the process is deterministic and a particular sequence of events is predicted. The robustness of the model (i.e. the constancy of this sequence of events despite small changes in the transition probabilities) illustrates the directional nature of the succession. When considered at the level of an individual patch, however, the transitions are stochastic processes and any one of several possible transitions may occur. By re-arranging the order of states in the transition probability matrix it can be shown that these transitions also have a strong directional and hierarchical tendency. Thus, the states can be arranged into a successional hierarchy in which transitions usually occur towards a state which lies later in that hierarchy. For the heath vegetation it was found that the majority of the remaining transitions reflecting a change to a state lower in this hierarchy were due to changes of degenerate *Calluna*. Thus, where *Calluna* is vigorous, the transitions are almost entirely hierarchical and a new state can only dominate patches previously occupied by states lower in the hierarchy. Degenerate *Calluna*, however, causes a retrogressive change towards states lower in the hierarchy, resulting in a cyclical process. This phenomenon corresponds to the cyclical patterns of vegetation change described by WATT (1955) and BARCLAY-ESTRUP & GIMINGHAM (1969) for uneven-aged stands of *Calluna*.

CONCLUSIONS

The model of vegetation change as a simple Markovian process of replacement of local domi-

nants in a fine-grained mosaic is clearly an oversimplification. More information is required to determine to what extent the transitions deviate from Markovian processes and the significance of age-dependent factors. However, the inclusion of a time-dependent age factor related to the life history of *Calluna* greatly improves the predictive properties of the model and it can then be used as a description of the patterns of vegetation change and the processes involved. It can also be used to describe the competition balance between species, and for the generation of hypotheses concerning the coexistence of species and maintenance of a vegetational mosaic and vegetational structure in a physically uniform environment. It is in this context that plants develop unique strategies for survival within the community, and, in the frequently burned heath, for survival from one fire cycle to the next. The heterogeneity of the biotic environment created by the mosaic of local dominants is therefore related to the total diversity of the flora and of the community as a whole.

REFERENCES

- ANDERSON (M.C.), 1966. — Ecological grouping of plants. *Nature*, **212**, 54-56.
- BARCLAY-ESTRUP (P.) & GIMINGHAM (C.H.), 1969. — The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I. Vegetational change in relation to the *Calluna* cycle. *Journal of Ecology*, **57**, 737-758.
- GIMINGHAM (C.H.), 1972. — Ecology of Heathlands. Chapman and Hall, London.
- HORN (H.S.), 1975a. — Markovian properties of forest succession. In "Ecology and Evolution of Communities" (Ed. by M.L. Cody and J.M. Diamond), pp. 196-211. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- HORN (H.S.), 1975b. — Forest succession. *Scientific American*, **232** (5), 90-98.
- HORN (H.S.), 1976. — Succession. In "Theoretical Ecology: Principles and Applications" (Ed. by R.M. May), pp. 187-204. Blackwell, Oxford.

- KAUPPI (P.), HARI (P.) & KELLOMÄKI (S.), 1978. — A discrete time model for succession of ground cover communities after clear cutting. *Oikos*, **30**, 100-105.
- LEGG (C.J.), 1978. — Succession and Homeostasis in Heathland Vegetation. Ph.D. thesis, University of Aberdeen, Scotland.
- LESLIE (P.H.), 1945. — On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, **33**, 183-212.
- LEWONTIN (R.C.), 1969. — The meaning of stability. In "Diversity and Stability in Ecological Systems", Brookhaven Symposia in Biology Number 22, pp. 13-24. Brookhaven National Laboratory, Upton, New York.
- MACARTHUR (R.H.), 1958. — A note on stationary age distributions in single-species populations and stationary species populations in a community. *Ecology*, **39**, 146-147.
- WATT (A.S.), 1947. — Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, **35**, 1-22.
- WATT (A.S.), 1955. — Bracken versus heather, a study in plant sociology. *Journal of Ecology*, **43**, 490-506.

RICHESSSE, ORIGINALITÉ ET DIVERSITÉ DES LANDES IBÉRO-ATLANTIQUES

par P. DUPONT

RÉSUMÉ

La flore et la végétation des landes ibéro-atlantiques présentent une grande diversité; les influences méditerranéennes sont importantes et il y a des groupements de transition du plus haut intérêt.

Dans un Colloque essentiellement consacré aux landes armoricaines et à celles des Îles britanniques, il nous a paru intéressant de donner un aperçu de la richesse et de la diversité des landes ibéro-atlantiques.

Il n'est pas possible, dans une courte communication, de traiter en détail la végétation de ces immenses étendues, encore moins d'envisager certains aspects spécialisés. Nous allons seulement tenter de dégager quelques-uns de leurs traits les plus originaux (1).

LE SECTEUR IBÉRO-ATLANTIQUE

Le secteur ibéro-atlantique constitue la partie méridionale du domaine atlantique européen. Il s'étend au long de l'Océan dans tout le nord de

SUMMARY

The flora and vegetation of the ibero-atlantic heaths have a great diversity; the mediterranean influences are important and there are transitional communities of greatest interest.

l'Espagne, sur environ 600 km à vol d'oiseau du Pays basque au nord-ouest de la Galice, puis à l'ouest sur environ 250 km, de là aux environs de Porto, au Portugal.

Si sa longueur est importante, le secteur ibéro-atlantique est par contre très étroit dans toute sa partie orientale et centrale, en général moins d'une cinquantaine de kilomètres, du fait de la barrière que constituent les montagnes cantabriques. Comme nous l'avons montré antérieurement, le domaine atlantique s'étend dans cette région jusqu'au sommet de l'étage montagnard, soit environ 1 600 mètres; par contre, les étages subalpin et alpin se rattachent au domaine des hautes montagnes européennes. Sur le versant méridional, seule une bande étroite et discontinue est encore atlantique; au-delà, le nombre des espèces euatlantiques diminue brutalement, cependant que le fond de la flore est constitué de méditerranéennes et de continentales ibériques.

A l'ouest, la largeur est plus importante; en effet, la plus grande partie de la Galice, également limitée par des zones montagneuses, est atlantique; mais

(1) Une idée en a été donnée, lors de la présentation, par la projection de nombreuses diapositives des espèces et des paysages végétaux les plus importants

les parties internes de la vallée du Sil et quelques autres points de la province d'Orense appartiennent à la région méditerranéenne.

Au Portugal, le secteur ibéro-atlantique se réduit à la province du Minho et aux montagnes du nord-ouest de celle de Tras-os-Montes, avec une petite avancée au-delà de Porto, au niveau de la Serra do Caramulo. Des espèces très caractéristiques des landes, comme *Daboecia cantabrica* et *Centaureum scilloides*, ne s'étendent pas au-delà. Certains auteurs, à la suite de BRAUN-BLANQUET, font aller le domaine atlantique jusqu'au-delà de Lisbonne. Mais, comme nous l'avons montré en 1960 et comme l'a confirmé RIVAS MARTINEZ en 1973 en établissant les divisions chorologiques de la péninsule ibérique, il n'est pas possible de retenir une telle conception. Malgré la persistance aux endroits favorables de diverses espèces atlantiques, malgré l'existence des éléments de transition dont nous parlons plus loin, le climat et le fond de la flore deviennent en effet nettement méditerranéens.

A peu près partout, le relief est extrêmement tourmenté; dans les Asturies, des sommets dépassant 2 500 m se trouvent seulement à une vingtaine de kilomètres du littoral. Du point de vue géologique, la diversité est considérable. Il convient de noter l'abondance des terrains calcaires dans la moitié orientale qui correspond au sous-secteur cantabrique; au contraire, il y a fort peu de calcaire dans le sous-secteur galicien qui débute dans l'ouest des Asturies. Les calcaires, bien souvent, portent des landes acidiphiles, du fait du lessivage; mais nous verrons qu'il y a aussi des landes calcicoles originales.

Partout, les précipitations sont élevées, mais les différences sont notables selon les entités. Le nord-ouest de la Galice est particulièrement pluvieux, avec 2 mètres de précipitations par an en certains points de basse altitude. La fréquence des brouillards, surtout au niveau de l'étage montagnard et des reliefs proches du littoral, est par ailleurs très favorable à la lande atlantique. Mais il y a, à l'abri de certains chaînons, des enclaves relativement sèches. On est, de plus, tout près de la région médi-

terranéenne, ce qui se traduit par une certaine sécheresse estivale, surtout accusée dans la partie méridionale du sous-secteur galicien. Des transitions du plus haut intérêt s'observent dans plusieurs zones, en particulier au Pays basque, dans la Galice intérieure et le nord du Portugal.

L'importance des surfaces que recouvrent les landes atlantiques est bien sûr liée à l'activité humaine, intense déforestation et pastoralisme essentiellement. Mais il ne fait pas de doute qu'il existe en un certain nombre de points des landes climatiques. C'est incontestablement dans ces régions du nord-ouest ibérique que la lande atlantique atteint son développement optimal. Nous allons en examiner les principaux traits.

RICHESSSE FLORISTIQUE

La lande atlantique, avec la dominance de quelques espèces sociales, est ordinairement une formation végétale assez pauvre. Pourtant, la richesse floristique des landes ibéro-atlantiques est considérable, si on la compare à celle des landes des régions plus septentrionales.

Le nombre élevé des *Erica* et des Papilionacées de la tribu des Genistées en témoigne avec éloquence. C'est ainsi que treize espèces de bruyères, dont onze *Erica*, sont présentes dans ces landes. *E. cinerea*, *E. ciliaris* et *E. tetralix* se trouvent dans tout le secteur, mais la première dépasse rarement 800 m d'altitude. *E. vagans* est extrêmement répandue dans le sous-secteur cantabrique, puis se raréfie progressivement vers l'ouest des Asturies et n'est en Galice que dans le nord de la province de Lugo et l'est de celle de La Corogne. *E. australis* (incl. *E. aragonensis*) et *E. umbellata*, au contraire, sont essentiellement dans le sous-secteur galicien d'où elles s'étendent vers le versant sud de la chaîne cantabrique et vers le sud du Portugal. *E. erigena* (*E. mediterranea*) et *E. lusitanica* ont une distribution

irrégulière, la première seulement à basse altitude, surtout dans les zones humides du nord-ouest de la Galice, la deuxième dans des conditions écologiques variées jusqu'à la base de l'étage montagnard. *E. mackaiana* a son aire centrée sur les Asturies et dépasse rarement 1 000 mètres.

A ces espèces euatlantiques ou subatlantiques s'ajoutent *E. scoparia* qui présente de vastes lacunes et *E. arborea* qui ne possède absolument pas ici une écologie d'espèce méditerranéenne, préférant les zones d'altitude et le voisinage des ruisseaux. Les deux autres bruyères sont *Calluna vulgaris*, très abondante comme dans le reste du domaine atlantique, et *Daboecia cantabrica*, l'une des espèces les plus caractéristiques du secteur. Peut-être plus que le nombre total de ces bruyères, convient-il de constater la coexistence courante dans certaines landes de six ou sept des espèces citées.

Les Genistées sont encore plus nombreuses, une bonne vingtaine, sans parler de celles qui n'apparaissent qu'aux marges méditerranéennes ou dans la partie supérieure des montagnes. Aux trois ajoncs présents en France et dans les Iles britanniques, *Ulex europaeus*, *Ulex minor* et *Ulex galii* (celui-ci surtout en montagne, jusqu'à la base de l'étage sub-alpin), s'ajoutent *Ulex europaeus* subsp. *latebracteatus* près du littoral galicien et portugais et *Ulex micranthus*, espèce à aire réduite dans le sud de la Galice et le nord du Portugal, surtout dans les régions inférieures.

Plusieurs *Cytisus* sont présents à côté de *C. scoparius* : *C. cantabricus*, commun du Pays basque aux Asturies, *C. commutatus*, assez localisé dans le même secteur, *C. ingramii*, endémique à aire très restreinte dans le nord de la province de Lugo, *C. striatus* et *C. multiflorus*, dont l'aire s'étend au contraire largement, depuis l'intérieur de la Galice, vers le sud et le centre de la péninsule ibérique.

Il y a une dizaine de *Genista* : *G. hispanica* subsp. *occidentalis* du sous-secteur cantabrique, dont l'aire déborde légèrement sur les Pyrénées occidentales, *G. anglica* un peu partout dans les landes humides, *G. florida* surtout abondant dans l'étage montagnard et se raréfiant nettement vers l'est, *G. berberidea*,

endémique des landes humides de Galice et du nord du Portugal, *G. micrantha*, surtout répandu lui aussi dans le sous-secteur galicien mais présent plus à l'est en altitude, *G. hystrix* subsp. *legionensis* sur calcaire dans la partie cantabrique, surtout en montagne, *G. triacanthos* dans le sous-secteur galicien. D'autres ne se trouvent qu'au voisinage des limites : *G. pilosa* dans quelques landes de la partie orientale, *G. obtusiramea* dans les landes d'altitude, *G. falcata* dans les zones de transition à la limite de la Galice et du León

Chamaespartium tridentatum (incl. *Ch. cantabricum*) est un genêt allé original, répandu dans l'ouest du secteur depuis le niveau de la mer, et de là aux montagnes du versant sud de la province de Santander. *Adenocarpus complicatus* n'est qu'exceptionnellement une plante de lande, s'établissant surtout au niveau des cultures abandonnées.

Nous laissons de côté des espèces comme *Cytisus purgans* ou *Genista scorpius* qui sont exceptionnelles en pays atlantique et qui ne prennent de l'importance qu'au-delà des limites du secteur.

Autre signe de la richesse floristique, on rencontre toutes les espèces atlantiques présentes dans les landes armoricaines et celles des Iles britanniques; certaines, plus ou moins localisées dans ces territoires, ont ici une particulière abondance, à peu près à tous les niveaux; c'est le cas de *Lithodora diffusa*, *Arenaria montana*, *Scilla verna*, *Arrhenatherum thorei*. Il s'y ajoute diverses endémiques, par exemple, à côté de plusieurs des bruyères et des Genistées déjà citées ci-dessus, *Carex durieui* et *Euphorbia uliginosa* des landes humides de Galice, *Thymelaea coridifolia* dont la morphologie de l'appareil végétatif évoque tout à fait une bruyère, *Narcissus triandrus* subsp. *cernuus*.

Une grande partie des espèces médio-européennes ou à tendance plus ou moins nordique des landes françaises et britanniques se retrouve aussi, au moins en altitude. C'est ainsi que *Lycopodium clavatum* est présent dans les parties supérieures, que *Vaccinium myrtillus* abonde dans de nombreuses landes de l'étage montagnard, mais descend à moins de 500 mètres en un certain nombre de points; par contre,

Vaccinium uliginosum ne se retrouve que dans l'étage subalpin, donc en dehors des landes proprement atlantiques (mais *Erica tetralix* qui monte très haut peut coexister avec lui).

Il y a enfin un fort contingent d'espèces méridionales; nous allons nous étendre sur cet aspect.

QUELQUES CARACTÈRES ORIGINAUX

L'une des grandes originalités des landes ibéro-atlantiques réside dans les indiscutables *affinités méridionales* de beaucoup d'entre elles, aussi bien en ce qui concerne la flore que la végétation.

Plusieurs espèces méditerranéennes sont présentes dans certains types de landes, surtout dans les parties inférieures; c'est le cas de *Daphne gnidium*, *Oxyris alba*, *Cistus salvifolius*, *Smilax aspera*, et même *Lavandula stoechas* près du littoral du sous-secteur galicien.

Diverses plantes atlantiques des landes sont très voisines de méditerranéennes. Par exemple, *Genista hispanica* type est méditerranéen, la sous-espèce *occidentalis* est une endémique cantabrique; *Lithodora diffusa* est très voisin du méditerranéen *L. fruticosa*.

On sait que plusieurs des bonnes espèces atlantiques de France et des Îles britanniques possèdent une aire méditerranéenne qui est loin d'être négligeable. Par exemple, *Erica cinerea* arrive en France près de Narbonne et de Béziers et, au-delà des limites ibéro-atlantiques, abonde dans le León dans des garrigues où la sécheresse estivale est très prononcée, parmi une flore typiquement méditerranéenne. *Erica ciliaris* se retrouve jusqu'aux montagnes d'Andalousie et du nord du Maroc.

Il en est de même pour beaucoup des espèces particulières aux landes ibériques: si plusieurs, comme *Ulex micranthus*, *Cytisus cantabricus*, *Thymelaea coridifolia* sont d'indiscutables endémiques, confinées ou à peu près dans les limites du domaine,

la plupart possèdent une aire qui s'étend plus ou moins loin vers le centre et le sud de la péninsule ibérique. C'est le cas, par exemple, de *Genista triacanthos*, *Erica umbellata*, *Cistus psilosepalus*.

Si l'on va au-delà des limites ibéro-atlantiques, il est particulièrement intéressant de noter l'existence d'une série d'éléments intermédiaires entre l'atlantique et le méditerranéen. Par exemple, chez les Cistacées, *Halimium occidentale* est une espèce atlantique qui s'étend au Portugal jusqu'à l'Alemtejo, tandis que l'espèce voisine *H. ocymoides* est une méditerranéenne qui pénètre légèrement dans le sous-secteur galicien; *Cistus psilosepalus* et *Tuberaria globulariaefolia* ont les deux aires à peu près équivalentes. Puis on trouve une série d'espèces localisées à telle ou telle partie du Portugal ou communes au sud-ouest de la péninsule ibérique et au nord-ouest du Maroc. Il en est de même chez les Genistées et dans plusieurs genres de familles diverses.

Ces interpénétrations entre flore atlantique et flore méditerranéenne occidentale dans le sud-ouest ibérique suggèrent que cette région a constitué un centre de différenciation important pour les deux catégories, et tout spécialement pour les principales caractéristiques de ces formations héliophiles que sont les landes atlantiques. Il ne faut pas oublier qu'il y a eu là, tout au long des glaciations quaternaires, une zone refuge d'une importance particulière. En outre, la structure xérophytique de divers *Ulex* et *Erica* des landes atlantiques est assurément un reflet de leur origine commune avec des espèces méditerranéennes.

Dans le domaine de la végétation, certains groupements font indiscutablement transition avec des groupements méditerranéens. C'est le cas des landes des zones inférieures du sud de la Galice que BELLOT RODRIGUEZ (1966) rattache à l'alliance du *Cistion hirsuti*, alors que dans les parties méditerranéennes de l'intérieur de cette province, diverses atlantiques pénètrent dans des groupements dominés par *Cistus ladaniferus* ou *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*.

Il convient surtout de mettre l'accent sur un groupement beaucoup plus original que l'on rencontre

en de nombreux points de l'intérieur de la Galice et des Asturies occidentales, parfois même jusqu'au voisinage du littoral, mais qui présente son développement optimal en altitude. Il s'étend en outre largement, au-delà des limites atlantiques, au long des montagnes, vers l'intérieur de la péninsule. Il se rencontre sur des sols peu évolués, voire presque squelettiques. Ses principales caractéristiques sont *Erica umbellata*, *Erica australis*, *Chamaespargium tridentatum*, *Halimium occidentale*; quelques espèces thermophiles ou sensibles à la gelée qui les accompagnent à basse altitude disparaissent rapidement, tandis que d'autres, comme *Cytisus multiflorus* ou la très belle Polygalacée *Brachyotris microphylla* deviennent abondantes. Ce groupement, encore riche en subatlantiques, a une nette tendance continentale. Il est significatif, quand on se dirige vers l'est au long des montagnes cantabriques, de le voir se raréfier progressivement, puis disparaître sur le versant nord, alors qu'il continue à occuper de vastes espaces sur le versant sud, jusqu'au-delà des Picos de Europa.

Son optimum se situe à la limite des influences atlantiques, méditerranéennes et continentales; son caractère marqué de xérophilie (1), la tolérance à la gelée de la plupart de ses constituants au niveau de crêtes rarement enneigées, sa persistance sous le ciel lumineux et avec la sécheresse estivale marquée du versant méridional, l'éloignent assez des landes atlantiques typiques, mais il reste lié à des précipitations totales élevées

L'existence de ce type de lande constitue l'un des principaux arguments des auteurs qui étendent jusqu'aux monts du León le secteur ibéro-atlantique. Cependant, au fur et à mesure qu'on s'éloigne des limites atlantiques, il s'enrichit en espèces ibériques continentales et méditerranéennes. Du point de vue dynamique, ces landes peuvent être rattachées en

général à la série du chêne tauzin *Quercus pyrenaica*. Nous avons consacré antérieurement une étude à cet arbre, dont le double caractère atlantique et ibéro-montagnard mérite d'être souligné.

Un trait original du sous-secteur cantabrique est l'existence de landes calcicoles. Elles sont dominées par *Erica vagans* et *Genista hispanica* subsp. *occidentalis*, accompagnés de plusieurs espèces classiques de landes qui supportent très bien le calcaire, comme *Lithodora diffusa*, *Scilla verna*, *Potentilla montana*, auxquelles bien d'autres se joignent, dès que le sol s'acidifie. *Seseli cantabricum*, endémique cantabrique calcicole, s'y rencontre fréquemment, *Helictotrichon filifolium* subsp. *cantabricum* plus rarement. *Daphne cneorum* abonde dans un type très curieux, à l'est de la province de Santander.

Ces landes calcicoles existent du bord de la mer au sommet de l'étagage montagnard. A basse altitude, diverses espèces méditerranéennes peuvent s'y mêler, comme *Osyris alba*, *Dorycnium suffruticosum*. Dans les zones rocailleuses de l'étagage montagnard, s'ajoute ou se substitue *Genista hystrix* subsp. *legionensis*. Ce genêt qui affectionne les zones rocheuses forme cependant en plusieurs points de véritables landes. On peut ajouter aux espèces citées *Thymelaea ruizii*, plante surtout répandue sur le versant méridional.

Une autre particularité du secteur ibéro-atlantique est l'importance de la vie pastorale. Comme dans le reste du domaine atlantique, l'extension de la lande est en effet en rapport avec l'action de l'homme. Mais ici l'étrépage, l'usage du feu qui se pratiquent depuis des temps immémoriaux, quoique en régression, concernent encore, surtout dans les parties montagneuses, d'immenses étendues. Du fait de la grande humidité du climat, la reconstitution des landes est en général rapide après le passage du feu. En montagne, une espèce caractéristique de celui-ci est *Luzula lactea*.

Si la plus grande partie des landes sont d'origine anthropique dans ces contrées du nord-ouest de la péninsule ibérique si favorables au développement de la forêt, il n'est pas douteux que de véritables landes climaciques existent en de nombreux endroits. C'est le cas sur le littoral, particulièrement au niveau

(1) Trois des principales espèces du groupement existent en France, *Halimium occidentale* (*Helianthemum alyssoides*), *Halimium umbellatum*, *Sesamoides canescens*, et l'on sait combien est stricte leur inféodation à des substrats particulièrement secs.

de ces grandioses paysages balayés par les vents que l'on rencontre en tant de points où de véritables montagnes viennent plonger dans l'Océan. En certains endroits, comme près du Cap Ortegal, au nord de la Galice, la lande est vraiment à la limite de ses conditions d'existence et des plantes comme *Erica mackaiana* et *Ulex europaeus* subsp. *latebracteatus* ne subsistent que dans la mesure où les rameaux, desséchés par le vent et les embruns, protègent le reste de la touffe qui prend un aspect tout à fait dissymétrique.

De même, certaines landes à *Erica umbellata*, *Erica australis*, *Chamaespartium tridentatum* constituent certainement le climax au niveau de crêtes exposées des Asturies occidentales, et en tout cas le paraclimax sur des espaces importants.

Nous avons parlé plus haut de ces landes de transition à tendance continentale. Mais on pourrait aussi s'interroger sur le caractère atlantique des landes que l'on rencontre jusqu'au sommet de l'étage montagnard. En effet, si des espèces thermophiles comme *Erica ciliaris* disparaissent plus ou moins rapidement, des atlantiques à caractère aussi poussé que *Ulex gallii*, *Daboecia cantabrica*, *Lithodora diffusa*, *Agrostis setacea* atteignent même la base de l'étage subalpin. Les importantes précipitations durant la saison de végétation, la longue persistance des brouillards sont éminemment favorables à ces espèces. Le facteur limitant est le froid hivernal. Mais les abondantes chutes de neige constituent une couche protectrice efficace leur permettant de résister à la gelée. Du reste, lorsqu'on examine les lieux au printemps, on s'aperçoit que les espèces les plus atlantiques sont absentes des surfaces précocement déneigées.

Ajoutons que certains niveaux de l'étage montagnard se trouvent baignés dans une humidité quasi perpétuelle, du fait du brouillard qui les enveloppe. Il en résulte que l'on trouve parfois des espèces hygrophiles sur des pentes rocheuses seulement couvertes d'une mince couche d'humus. *Erica tetralix* se rencontre couramment ainsi; il nous est même arrivé de trouver *Narthecium ossifragum* au niveau de fentes de rochers, en dehors de tout suintement.

QUELQUES AUTRES ASPECTS DE LA DIVERSITÉ

Nos observations sur la richesse floristique, sur les landes montagnardes, les landes calcicoles, et celles de transition vers l'Ibérie méditerranéenne ou continentale nous ont déjà donné une idée de la grande diversité des landes ibéro-atlantiques. Nous nous contenterons donc de donner quelques indications complémentaires.

La variété est en effet considérable, du littoral à la montagne, selon la nature du terrain, l'humidité, l'épaisseur du sol, l'exposition, la durée de l'enneigement en montagne, l'ancienneté du déboisement, l'importance du pâturage, etc. Voyons quelques aspects particulier de cette diversité.

Les landes humides du sous-secteur cantabrique sont très voisines de celles du sud-ouest de la France, avec *Erica tetralix*, *Genista anglica*, *Narcissus bulbocodium* et, dans les parties dégagées ou au long de couloirs, diverses espèces de lieux tourbeux, comme *Narthecium ossifragum*. Certaines espèces, comme *Lobelia urens*, ne montent pas très haut; d'autres au contraire, comme *Juncus squarrosus* sont surtout en altitude. *Erica lusitanica* et *Erica erigena* n'y participent que localement.

Par contre, en Galice, leur enrichissement est très net, avec par exemple *Genista berberidea*, *Carex duriei*, *Arnica montana* subsp. *atlantica*, *Euphorbia uliginosa*. En outre, dans les provinces de Lugo et de La Corogne, il y a de très belles formations dominées par *Erica erigena*, dans lesquelles *Myrica gale* et *Erica mackaiana* tiennent en général un rôle important.

Au niveau du littoral, à la limite des embruns, *Leucanthemum vulgare* subsp. *crassifolium* se mêle souvent à la lande, surtout dans la partie cantabrique où *Erica vagans* domine souvent et où les méditerranéennes sont nombreuses. Dans le sous-secteur galicien, aux espèces citées plus haut à basse altitude,

on peut ajouter *Reseda media*. L'élégant *Centaureum scilloides* est parfois très abondant dans les landes sèches et mésophiles.

Les formations de grands genêts que l'on rencontre sur les sols profonds aux stades pré- ou post-forestiers sont également variées. *Genista florida* occupe de vastes espaces dans diverses parties montagneuses. *Erica arborea* affectionne aussi les lisières. En outre, divers genêts envahissent rapidement les cultures abandonnées. En Galice, jusqu'à une période très récente, leur installation était favorisée par l'homme sur de grandes étendues; la pratique de l'écobuage permettait ensuite de cultiver le terrain qui, après la récolte, était à nouveau abandonné aux genêts. *Cytisus striatus* était le plus couramment uti-

lisé. Ce mode de culture existe encore, mais sa régression est rapide.

Les variations dans la composition des landes ibéro-atlantiques sont donc considérables, mais il reste beaucoup à faire pour classer les différents types. Nous renvoyons aux remarques que nous avons faites à ce sujet en 1973 (1). Il est incontestable que leur richesse et leur variété sont de loin supérieures à celles des landes armoricaines et britanniques et c'est certainement là-bas que se trouvent les réponses à de nombreux problèmes.

(1) On trouvera les principales références bibliographiques sur les landes ibéro-atlantiques dans la note suivante : DUPONT (P.), 1973. — Les limites altitudinales des landes atlantiques dans les montagnes cantabriques (Nord de l'Espagne), *Colloques phytosociologiques*, II, Les landes: 47-58, Lille, 1973.

FAUNA OF HEATHLANDS IN THE UNITED KINGDOM

by O. W. HEAL

INTRODUCTION

In 1926, O. W. RICHARDS, after a survey of fauna of heathlands in Surrey, concluded that 'It would be premature to make any generalisations about heath animals' (RICHARDS, 1926). The situation has not changed markedly in the subsequent 50 years. Research on heath and heather moorland has concentrated on selected taxonomic groups or on intensive studies of a few sites and there has been a considerable increase in understanding of the ecology of particular species and in the structure and function of particular ecosystems. Most of the invertebrate research has been focussed on two distinct areas. Dorset heaths, and heather moor at Moor House in the north Pennines. The selection of sites is probably not accidental, but recognises the main trend in heathland conditions in Britain, from the relatively warm, dry lowland sites on nutrient-poor mineral soils to the cool, wet upland sites on deep peat. There is considerable variation in plant species composition and structure and the main common feature is the dominance of *Calluna vulgaris*. The present paper, therefore, examines the faunal research on the two main types of heathland, termed here lowland heaths and upland moors, corresponding with the general descriptions given by GIMINGHAM, CHAPMAN and WEBB in this symposium.

The invertebrate research has concentrated on a few sites, and it is apparent from the research that vegetation, climate, soil conditions and management are important factors influencing the species com-

position, abundance and biology of the fauna. However, in the absence of more extensive research it remains an untested hypothesis that the observations from the selected sites have general application within the lowland heaths and upland moors.

THE ABUNDANCE OF INVERTEBRATE SPECIES ON HEATHLANDS

In the early study of heathland, RICHARDS (1926) collected invertebrates from a variety of plant communities, some of which were successions resulting from burning and felling, over a four-year period. He recognised a distinct animal community associated with dry *Calluna* and *Erica* heath which he considered to be mainly controlled by the plant rather than by any special edaphic conditions. Nearly 200 species, mainly insects, were listed from Calhunetum, including older stages, and from insects visiting flowers. At Moor House, an approximately comparable study of invertebrates over a five-year period, also produced a list of nearly 200 species from *Calluna moorland* on blanket peat (NELSON, 1971).

Detailed comparisons of the species recorded by RICHARDS and NELSON are dangerous because of changes in nomenclature and differences in sampling methods. However one very marked feature is apparent, Diptera dominate the insect fauna of

Moor House representing about 70 per cent of the recorded species on *Calluna* moor, compared with a representation of about 10 per cent in the species list from the lowland dry heath. On the lowland heath, Lepidoptera, Coleoptera and Hymenoptera are much more strongly represented than they are at Moor House. This contrast in composition of the two faunas, as indicated by COULSON and WHITTAKER (1978), probably reflects a combination of factors including the more severe climate, and the more limited range of habitats and vegetation, especially flowering plants, at Moor House, while the wet peat probably provides reasonable conditions for larval Diptera.

Too much significance should not be attached to the marked lack of Diptera recorded by DELANY (1956) in his survey of mesofauna and microfauna of pioneer heaths in south-west England. The small number of species probably reflects mainly the limitations of hand-sorting and Tullgren extraction techniques which were used.

The major difference between the invertebrate faunas of Moor House and the Surrey heaths is corroborated by a small comparative study of the invertebrate herbivores of *Calluna* at Moor House and in Dorset, referred to by COULSON and WHITTAKER (1978). In samples of *Calluna* shoots, Psyllidae, Acarina and Thysanoptera were abundant at Moor House in contrast with Thysanoptera, heather beetle (*Lochmaea suturalis* Thomson), Acarina and Lepidoptera larvae in Dorset. The absence from Moor House of the heather beetle, which is a major herbivore of many grouse moors and lowland heaths, is very marked.

Similarly the early study by DIVER and DIVER (1933), on the Orthoptera of a peninsula in Dorset, recorded 9 species from a range of habitats. Up to 5 species were present where heather was mixed with other vegetation, but none was recorded on pure heather. In contrast only one species of Orthoptera was recorded from a wide range of habitats at Moor House (COULSON and WHITTAKER, 1978).

There is a general impression of paucity of invertebrates on heather dominated sites. Although

the surveys of RICHARDS (1926) and NELSON (1971) indicate similar numbers of species, it is probable that the fauna of the upland moors is more limited than that of lowland heaths, the trend being obscured by the more intensive sampling and wider range of methods used by NELSON. The current survey of invertebrates, by J. C. COULSON and colleagues from Durham University, on nearly 50 moorland sites in northern England (see STANDEN, this volume) should clarify the pattern of species composition and abundance in relation to various environmental factors and provide the first extensive information of this type. The data from the northern survey should also provide data for comparison with the extensive studies on ants by M. V. BRIAN, and on spiders by P. MERRITT, on the heaths in southern England.

HABITAT HETEROGENEITY IN SPACE AND TIME

Both RICHARDS (1926) and CRAGG (1961), the latter in his review of the ecology of animals at Moor House, have emphasised the importance of the heterogeneity or mosaic of habitats in determining the diversity, composition and abundance of the fauna. There are a number of examples of the influence of spatial variation in vegetation and microclimate on the distribution of fauna, but the work of BRIAN and his colleagues on ants in southern heaths, summarised in BRIAN *et al.* (1976), is a good example. Ants were sampled in 1961, only two years after a severe burn, and results were compared with those from a similar sampling in 1971. In the 10-year period the proportion of bare ground had decreased from 36 to 6 per cent and there were marked changes in vegetation, the frequency of *Calluna* having increased from 10 to 54 per cent. Despite the burn, the species composition of the ants did not change, indicating that burning did not eliminate species. The population size, reflected in the frequency of recording of species on baits, increased as the vegetation re-developed, but the

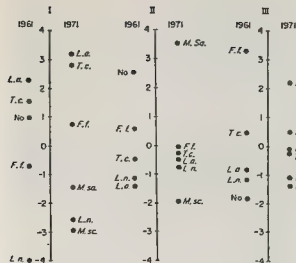


FIG. 1. — Species positions for the first three components (as deviations from the mean) of a principal component analysis of habitat factors for 1961 and 1971. L.a., *Lasius alienus*; T.c., *Tetramorium caespitum*; F.l., *Formica fusca*; L.n., *Lasius niger*; M.s.a., *Myrmica sabuleti*; M.sc., *M. scabrodis*; No., no ants. (From BRIAN *et al.*, 1976).

habitat characteristics of each species were very similar in the two sample years (Figure 1). The habitat variation was defined by principal components analysis of 13 habitat variables and the 3 main components in Figure 1 represent I, dry heaths with bare, warm soil, II, dry grass heaths with well-covered, cool soil, III, scrub with moist, organic, cold soil. The species distribution, however, is far from static both in time and space. Thus there was a marked increase in frequency of occurrence of *Tetramorium caespitum* L. over the 10 years and a decrease of *Lasius alienus* Forster. These two species occupy very similar habitats (Figure 1) and are only separated on the fourth component axis which is not shown. It appears that 'the virtual coexistence of the species depends on the instability of the habitat which fluctuates between a state favouring one and a state favouring the other species' (BRIAN *et al.*, 1976).

That there is no increase in the number of species of ant as the vegetation develops after burning is,

from other studies which showed that the total number of arthropod and oribatid mite species, in litter and soil, approximately doubled in 10 years after burning of heath in Dorset (CHAPMAN and WEBB, 1978). Although insulation by the litter prevents the development of lethal temperatures during a fire, subsequent drying and erosion of litter probably causes death among soil arthropods. The population of oribatids increases from about 4,000 m^{-2} just after burning to about 16,000 m^{-2} eight years later, after which the canopy is closed and numbers of species and individuals stabilises.

The contrast between ants and mites in the change in species after burning may be apparent rather than real. It is possible that a full complement of mite species is present after burning, but some species are not recorded in extraction from cores because of the reduced population density. The bait technique used for ants may be more efficient in sampling low density populations. This explanation would take into account the more limited dispersal abilities of mites.

HABITAT ISOLATION

Changes in the composition of the fauna occur over time, possibly related to undetectable variations in environmental conditions or to interaction between species. These subtle changes contrast with the marked effect of burning of heather which produces a reduction in both species and structural diversity of the vegetation. It is probable, though not proven, that such changes in vegetation will reduce the diversity of fauna when there is repeated burning with a short rotation time. Redevelopment of populations will depend on the survival of small numbers of individuals and species in unburned or lightly burned pockets and, therefore, is affected by the intensity of the fire. Recolonisation from outside the burned area will depend on the dispersal characteristics of the invertebrate, as emphasised by RICHARDS (1926), and on the degree of isolation of

the burned area from other heaths. The effect of isolation was shown by MOORE (1962) who examined the distribution of pairs of indicator species of plants and animals in the Dorset heaths. One member of the pair (a) was virtually confined to heathland in Dorset, the other (b) was common in a variety of habitats in the area. Two pairs of invertebrates were included, the Odonata (a) *Ceragrion tenellum* (Villers) and (b) *Pyrrosoma nymphula* (Sulzer), and the Lepidoptera (a) *Pheleus argus* (L.) and (b) *Eumenis semele* (L.). Despite the obvious flight capacity of these insects, areas of heath that were more than about 5 km from major blocks of heathland did not contain the habitat specific species (a) although the more generally distributed species (b) were present.

Increasing fragmentation and isolation of areas of heath thus reduces the characteristic heathland fauna even though, in other respects, the habitat is not detectably different from main blocks of heath. Fragmentation has resulted from various changes in land use (see WEBB, this volume) and most of the heathland fauna does not survive agricultural and urban development. In contrast forest rides do retain species when heaths are forested and some redevelopment of heath fauna can occur after clear felling. Although MOORE (1962) has shown the impact of isolation and land use on heathland species, through analysis of indicator species, it is possible that heathland invertebrates may be less affected by such changes than are the fauna of other habitats. This is because the maintenance of heather through repeated burning probably favours species with *r* rather than *K* characteristics (MACARTHUR and WILSON, 1967), and thus predisposes them to withstand a considerable degree of disturbance and isolation and have good recolonisation ability.

STRUCTURE AND BIOLOGY OF THE INVERTEBRATE COMMUNITY

RICHARDS (1926) emphasised the importance of the food chain, with its basis in the plant, in de-

termining the succession and composition of animal communities in heaths. He also stressed the effect of different 'edaphic needs' including a requirement for moist micro-habitats under moss or leaf litter. The importance of feeding relationships and edaphic conditions, and of climate, in determining the structure and biology of the invertebrate community have been clarified in the detailed, long-term, fauna studies at Moor House. These studies were initiated and guided by J.B. CRAGG when the area was declared a National Nature Reserve in 1951 (CRAGG, 1961) and subsequently developed by COULSON and WHITTAKER (1978). In particular, the comparison of the fauna of different major plant-soil habitats or ecosystems has been a major feature of the research at Moor House.

The greatest contrast of habitats is between the *Calluna* dominated blanket bog, on acid, waterlogged, nutrient-poor peat, and the *Agrostis-Festuca* grassland on well-drained, nutrient-rich mineral soil over limestone. The invertebrate faunas of these two systems both contain about 350 species if both above- and below-ground animals are considered. The similarity of numbers is, at first sight, surprising, but it probably reflects the complementary effect of a number of factors. Thus although the heather moor is poor in higher plant species, it is rich, relative to the grassland, in liverworts and lichens, providing a potential variety of food sources and micro-habitats. The vegetation on the moor is much taller and structurally diverse than that of the grassland which is closely cropped by sheep. The greater structural diversity of the moor probably provides a greater range of faunal micro-habitats, for example 25 species of spiders were recorded on the moor compared with 7 on the grazed grassland. However when sheep were excluded from the grassland the increase in height of vegetation, and loss of some flowering plants, was associated with a doubling in number of spider species and an increase in total number of arthropods (CHERRETT, 1964).

The soil conditions on the moor are more extreme than those on the grassland, including a restriction of the fauna to the upper few centimetres of the

peat. Although some groups of fauna are better represented on one or other of the habitats, there is a slightly larger number of species of soil fauna found on the grassland. The resulting pattern of species in the two habitats (Table 1) is a slight shift in number of species from above-ground in the moor to below-ground in the grassland.

TABLE 1

The number of aerial, surface and soil invertebrates in heather moorland and limestone grassland at Moor House, expressed as the percentage of the total number of species in each ecosystem
(from RAWES and HEAL, 1978)

	Heather moor	Limestone grassland
Aerial	54	51
Surface	15	12
Soil	31	37

The catalogue of numbers of species in different habitats does not indicate the similarity or difference in the structure and functioning of the animal community of different habitats. The degree of dependence of a species on a habitat is strongly influenced by its feeding behaviour. For example on the mosaic of habitats on Pennine moorland, carnivores are much less restricted to particular vegetation types than are herbivores. Thus, of the 36 invertebrate species which are found only on the *Calluna* moor, 33 per cent were carnivores, while of the 63 species found on 8 different vegetation types, 56 per cent were carnivores (COULSON and WHITTAKER, 1978).

Although the numbers of predators on the *Calluna* moor are within the range recorded in more fertile sites, the density of spiders being 133-155 per m⁻² (CHERRETT, 1964), evidence indicates that they consume only a very small proportion of the production of non-predatory invertebrates. Tipulids are one of the most abundant insects of the moor and they constitute one of the main foods of the orb-web spiders, and also of meadow pipits (*Anthus pratense* (L.)). However, it is calculated that less than one per cent of the emergent adults are consumed by predators (COULSON and WHITTAKER, 1968). The

emergence of tipulids occurs over a period of a few days and it is possible that the markedly seasonal pattern of availability of prey limits predation to a low level. As NELSON (1971) commented 'For most of the year insects on the *Calluna* moor were inconspicuous. Then almost unbelievable numbers of *Tipula subnodicornis* and *Platyptera borealis* and several moths, notably *Entephria caesiata*, appeared to shatter this illusion.' The synchronisation of emergence and large numbers of a few species may be characteristic of upland rather than lowland conditions, possibly accounting for the consumption of insects by red grouse at Moor House but not in a lowland grouse moor, the grouse opportunistically feeding on an abundant short-term supply of nutrient-rich material (BUTTERFIELD and COULSON, 1975).

There is considerable evidence for a reduction in predation and parasitism as altitude increases. This results in a tendency towards a reduction in density-dependent regulation and increasing importance of climatic factors. Long-term population data are available for only a few species but there are indications that populations of lowland species which are at the edge of their range at Moor House are not well regulated, with frequent local extinctions and marked fluctuations in numbers. In contrast species which are adapted to the upland conditions show a more regulated pattern of population change (COULSON and WHITTAKER, 1978).

Climatic gradients are generally recognised to cause variation in life cycles and other biological features such as body and wing size, and colour (COULSON and WHITTAKER, 1978), but the psyllid *Strophingia ericae* shows the particular complexity of the effect of climate (HODKINSON, 1973; PARKINSON and WHITTAKER, 1975). In altitudinal transects in *Calluna* moor there is a transition from lowland populations of *Strophingia* which produce one generation per year to more upland populations with one generation per two years. The transition between the two races occurs abruptly, even within a continuous stand of *Calluna*, and the two populations are distinct in morphology as well as in rate of develop-

ment. The question of interbreeding and overlap of the physiologically distinct races remains unanswered.

The reduction in the growth rates of fauna in the upland moor, compared with lowland heaths, is apparent in many faunal groups, and also in primary production. Therefore it is possible that the proportion of primary production which is consumed by herbivores and decomposer fauna is not markedly affected by climate. Data are not available to make the comparison, but on the blanket bog at Moor House (COULSON and WHITTAKER, 1978) only about 4.5 per cent of primary production ($12,350 \text{ kJ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) is assimilated by the fauna. Production by herbivores and decomposers ($140 \text{ kJ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) is only one per cent of primary production and about 15 per cent of faunal production is assimilated by predators which have an annual production of $8 \text{ kJ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, equivalent to less than $0.5 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. Faunal consumption and production by herbivores, and hence by carnivores, is probably lower on heather dominated vegetation than in other ecosystems because of the low nutrient content and digestibility of the live and dead vegetation. There is no evidence that fauna on bog habitats have lower nutrient concentrations than those from mineral-rich systems and it is probable that physiological or behavioral adaptations allow either the selective retention of nutrients or the selection of nutrient-rich foods.

DISCUSSION

From the results discussed so far it is obvious that fauna research on heath and heather moorlands has concentrated on the particular rather than the general. The detailed studies, based almost entirely on the lowland Dorset heaths and on upland moors at Moor House, provide an insight into the faunal characteristics which may occur more widely. As in all faunal research, the effort required for extensive studies is large, because of the large numbers of species involved and the range of taxonomic ex-

pertise and sampling techniques required. However it is possible that some of the approaches to vegetation survey, and information collected in these surveys, can be modified to assist in faunal survey, and to provide more general understanding of the factors controlling the distribution and abundance of fauna.

Recent research has provided a rapid method of defining the main variations in the physiographic, climatic, geological and land use features of the land over large areas. The approach is through multivariate analysis of attributes or variables measured from existing maps, with the national grid providing the sample units. The analysis determines the main gradients of environmental variation and dissects these to provide a hierarchical series of what may be conveniently described as land classes (BUNCE, MORRELL and STEL, 1975; BUNCE and SMITH, 1978). A current classification of 1 km squares by this method shows the main variations in land in Britain (R. G. H. BUNCE, personal communication). The distribution of plants and animals is determined, to a large extent, by environmental factors incorporated into, or correlated with, the land classes. Thus the land classes provide a convenient method of stratifying sampling over an area, and a limited field effort can provide good estimates of the amount and distribution of communities or species. For example, the distribution of *Calluna* shown in Figure 2 is derived from a field vegetation survey of randomly selected squares in each of 32 land classes. The area of *Calluna* in the United Kingdom is estimated by this method to be $14,700 \text{ km}^2$, compared with independent estimates from other sources of $14,800 \text{ km}^2$. The correlation of occurrence of *Calluna* with particular land classes or features provides indications of the relevant factors determining the distribution of the species.

Although the research effort involved in faunal surveys should not be underestimated, the approach of sampling predetermined environmental gradients, the distribution of which is known, allows efficient use to be made of the information collected. Faunal surveys can also make use of the relative ease with



FIG. 2. — Predicted distribution of *Calluna vulgaris* in Britain (R.G.H. BUNCE, personal communication)

which vegetation, soil and land-use data can be collected. Given a conscious effort to determine the relationships between faunal and environmental characteristics, particularly soil conditions, plant community composition and physical structure, the subsequent measurement of selected environmental features should allow realistic estimates to be made of the fauna of particular sites of interest. Such an approach builds on the research on factors affecting the distribution and abundance of fauna discussed earlier, and provides a means of assessing the changes in fauna which are likely to result from changes in land use or management.

ACKNOWLEDGMENTS.

I am very grateful to various members of staff of the Institute of Terrestrial Ecology, Dr J. C. COULSON of Durham University and Dr J. B. WHITTAKER of Lancaster University for their constructive comments. I am particularly grateful to Dr R. G. H. BUNCE (ITE, Merlewood Research Station) for permission to publish information on the national land classification and the distribution of heather.

REFERENCES

- BRIAN (M.V.), MOUNTFORD (M.D.), ABBOTT (A.) and VINCENT (S.), 1976. — The changes in ant species distribution during ten years post-fire regeneration of a heath. *Journal of Animal Ecology*, **45**, 115-133.
- BUNCE (R.G.H.), MORRELL (S.K.) and STEL (H.), 1975. — The application of multivariate analysis to regional survey. *Journal of Environmental Management*, **3**, 151-165.
- BUNCE (R.G.H.) and SMITH (R.S.), 1978. — An Ecological Survey of Cumbria. Structure Plan Working Paper 4, 51 pp. Kendal: Cumbria County Council and Lake District Special Planning Board.
- BUTTERFIELD, JENNIFER and COULSON (J.C.), 1975. — Insect food of adult red grouse *Lagopus lagopus scoticus* (Lath.). *Journal of Animal Ecology*, **44**, 601-608.
- CHAPMAN (S.B.) and WEBB (N.R.), 1978. — The Productivity of a Calluna Heathland in Southern England. In *Production Ecology of British Moors and Montane Grasslands*, ed. O.W. Heal and D. F. Perkins, pp. 247-262. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.
- CHEERRETT (J.M.), 1964. — The distribution of spiders on the Moor House National Nature Reserve, Westmorland. *Journal of Animal Ecology*, **33**, 27-48.
- COULSON (J.C.) and WHITTAKER (J.B.), 1978. — Ecology of Moorland Animals. In *Production Ecology of British Moors and Montane Grasslands*, ed. O.W. Heal and D. F. Perkins, pp. 52-93. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.
- CRAIG (J.B.), 1961. — Some aspects of the ecology of moorland animals. *Journal of Ecology*, **49**, 477-506.
- DELANY (M.J.), 1956. — The animal communities of three areas of pioneer heath in south-west England. *Journal of Ecology*, **25**, 112-126.
- DIVER (C.) and DIVER (P.), 1933. — Contributions towards a survey of the plants and animals of South Haven Peninsula, Studland Heath, Dorset. *Journal of Ecology*, **2**, 38-69.
- HODKINSON (J.D.), 1973. — The population dynamics and host plant interactions of *Strophingia ericae* (Curt.) (Homoptera: Psyllioidea). *Journal of Animal Ecology*, **42**, 565-583.
- MACARTHUR (R.H.) and WILSON (E.O.), 1967. — *The theory of island biogeography*. New Jersey: Princeton University Press.
- MOORE (N.W.), 1962. — The heaths of Dorset and their conservation. *Journal of Ecology*, **50**, 369-391.
- NELSON (J.M.), 1971. — The invertebrates of an area of Pennine Moorland within the Moor House Nature Reserve in Northern England. *Transactions of the Society for British Entomology*, **19**, 173-235.
- PARKINSON (J.D.) and WHITTAKER (J.B.), 1975. — A study of two physiological races of the heather psyllid, *Strophingia ericae* (Curtis) (Homoptera: Psyllioidea). *Biological Journal of the Linnean Society*, **7**, 73-81.
- RAWES (M.) and HEAL (O.W.), 1978. — The Blanket Bog as Part of a Pennine Moorland. In *Production Ecology of British Moors and Montane Grasslands*, ed. O.W. Heal and D. F. Perkins, pp. 224-243. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.
- RICHARDS (O.W.), 1926. — Studies on the ecology of English Heaths. III. Animal communities of the felling and burn successions at Oxshott Heath, Surrey. *Journal of Ecology*, **14**, 244-281.

THE EFFICIENCY OF THE DIETRICK VACUUM SAMPLER (D-VAC) FOR INVERTEBRATE POPULATION STUDIES IN DIFFERENT TYPES OF GRASSLAND

by Eric DUFFEY

*Institute of Terrestrial Ecology, Manks Wood Experimental Station,
Abbots Ripton, Huntingdon, Cambridgeshire, UK.*

INTRODUCTION

Comparative studies of invertebrate faunas in different habitats have always been difficult because of the imperfections in the available sampling techniques. Nevertheless the levels of efficiency and whether or not they change under different environmental conditions are still poorly understood even for the most widely used methods such as the pit-fall trap and sweep-net. Hand-collecting in a unit area probably provides the most information on individual species because the exact location of each specimen can be noted and high levels of efficiency can be obtained by using Tullgren funnels which are designed for extracting the fauna of grass turves or leaf litter by applying a heat gradient (MACFADYEN, 1963). The main disadvantage of this method is that each sample is relatively small and several days treatment are necessary before the results become available. All these sampling techniques seem to vary in effectiveness in relation to different invertebrate groups and more work is needed to establish whether there are constant differences in behaviour which can be used to improve the quality of field results.

THE VACUUM SAMPLER.

During the last twenty years various types of suction apparatus have been developed which draw invertebrates into a tube by means of a strong draft of air. A net or perforated container retains the catch either at the mouth of the tube or at the inner end. These methods have been reviewed by SOUTHWOOD (1978) who includes the Dietrick vacuum sampler (DIETRICK, 1961), generally known as the "D-vac". Because it is easy to use and can take many samples in a short time it is now widely used by invertebrate ecologists although few have first studied its behaviour and efficiency under different environmental conditions. The diameter of the nozzle opening can be varied according to choice and for the work described in this paper a size of 33 cm was used. The hose, which is about 1.5 m in length and slightly smaller in diameter than the nozzle end, is attached to an enclosed fan driven by a small 2-stroke engine; the whole unit is supported on a frame carried on the back of the operator (Figure 1).

After starting the engine the D-vac is operated by placing the nozzle firmly on the ground and hold-

ing it in position for a fixed period (Figure 1), usually about 10 seconds. The operator then moves on a few paces before repeating the procedure. Twelve samples cover just over 1 m² (1063.6 cm²).

Several factors might influence the effectiveness of the stream of air in drawing invertebrate animals out of the vegetation into the nylon net. SOUTHWOOD (1978) comments that air speed within the hose is directly related to the efficiency of the apparatus. In comparison with other models he thinks that the D-vac has too low an air speed for maximum efficiency. On the other hand the Burkhard suction sampler (DUFFEY, 1974), which has a narrow mouth-piece (19.6 cm²) and high air speed, has been shown to damage soft-bodied animals which must travel the length of the flexible tube before being caught



FIG. 1. — The D-vac suction sampler in use during fieldwork.

This paper, however, is concerned with environmental factors which influence the performance of the D-vac and there are three which may be important in this context.

- (a) The height and structure of the vegetation. Efficiency might vary in relation to height, biomass and density of vegetation.
- (b) Seasonal effects. The population structure (proportions of immatures and adults) of the species present will change during a prolonged sampling programme. D-vac efficiency may also be influenced by these changes, because different age-classes may live in different zone of the vegetation.
- (c) Species composition. The fauna will vary according to vegetation type, habitat, management or season. Different species have different behaviour patterns and this may influence D-vac efficiency.

Weather conditions may also influence sampling efficiency. When the D-vac is used on a cool, wet day the result could be different from those obtained on a warm dry day from the same vegetation type.

The extraction efficiencies reported by other authors using similar suction-sampling devices concern mainly insect groups, particularly Diptera and Hemiptera. SOUTHWOOD (1978) reviews previous work in which different models of suction apparatus were used and quotes efficiency levels of 95–100 % (Hemiptera, adult Diptera, adult Hymenoptera), 70–75 % (larval Diptera and Coleoptera), 87 % (Homoptera), 70–98 % ("most groups on short and medium (up to 15 cm) length grass but in long grass these were lower..."). The results reported in this paper deal with variations in D-vac efficiency levels due to season, vegetation structure and response of different invertebrate groups for which there is little information in SOUTHWOOD (1978).

DESCRIPTION OF SAMPLING SITES.

Grassland P.

This was permanent pasture situated in a dry valley orientated north-south. Although it formed

part of a golf course "rough" the grass had not been grazed or cut since 1973 when first visited and probably for a much longer period. The site forms part of the commons of Therfield and Royston and this together with fairly steep slopes suggest that it has probably never been ploughed. It is rich in higher plants with about 30 species being common or frequent although the dominant grass is *Bromus erectus*. It has a well-formed litter and humus layer including a fairly thick mat of fibrous roots over the ground surface. The mean vegetation height at leaf level was 14 cm in the summer but there was also a high density of flowering stems reaching 110 cm. The height differences of the sward and the vegetation structure were much more variable than the other two grasslands.

Grassland A.

This grassland was grown from seed sown in April 1973 on land previously cultivated for cereals. The seed mixture consisted of four species, *Dactylis glomerata*, *Festuca arundinacea*, *Phleum pratense* and *Lolium perenne* but at the time of the D-vac trial only the first two were common. Both are tough, thick-stemmed grasses with coarse broad leaves and a loose growth form except in the compact lower part of the tussocks. There were four plots, each measuring 30 × 30 m. Half the area was grazed by sheep during the summer of 1978 while the rest was undisturbed during the same period.

The height of the grazed grass (Ag) was 6–8 cm at leaf level with very few flowering stems while the height of the ungrazed grass (Au) was 25 cm with abundant flowering stems reaching 1 m.

Grassland B.

This was also an artificial sward grown from seed sown in April 1973. As in grassland A four plots 30 × 30 were laid out; half the area was grazed by sheep (Bg) and half undisturbed (Bu). The seed mixture contained five species, *Festuca rubra*, *F. ovina*, *Poa pratensis*, *Agrostis tenuis* and *Cynosurus cristatus*. In 1978 the sward was a fine-leaved turf mainly *F. rubra* and *A. tenuis*. The height of the grass at leaf level was 9 cm in Bu and about 2 cm in Bg. *Trifolium repens* was abundant on the soil surface under the turf.

The litter layer was poor in both A and B grasslands and there was no fibrous root mat as in grassland P. The soil surface was also hard and stony in A and B but much more friable and with fewer stones in P. The mean dry weights ($N = 5$) of vegetation biomass varied considerably between the five grass types with the highest values in P (Table 1).

METHODS

Twenty randomly selected D-vac samples were taken in May and again in August 1978, four each from grasslands P, Au, Bu, Ag and Bg. The D-vac funnel was held on the ground vegetation for 10 seconds and after removal, a circular metal turf cutter was immediately placed over the sampled area. The turf was cut out, placed in a polythene bag and taken back to the laboratory, where the

TABLE 1
Biomass and vegetation heights of the five grassland types

	Grassland type				
	P	Au	Bu	Ag	Bg
Biomass (gm) ± S.E.	40.4±1.25	27.2±6.41	21.5±1.69	21.2±0.58	7.0±1.94
Sward height (cm) (leaf level)	14.0	25.0	9.0	7.0	2.0

residual fauna in each sample was obtained by heat treatment in a Tullgren funnel. Each turf sample was cut out so that only 1 cm depth of the ground surface was taken because the experiment was concerned with the above-ground fauna. In the permanent grassland (P) this was more difficult to achieve because there was a well-formed leaf litter and root mat layer in contrast to the A and B grasslands where there was very little litter, no root mat and a firm soil surface.

The turf cutter was slightly smaller in diameter (28 cm) than the D-vac funnel (33 cm) but this was an advantage because it was easier to ensure that the turf was always cut from within the area sampled by the D-vac. A correction factor was later applied to all the totals of animals in the turf samples in order to make them directly comparable with the D-vac results. In the following account it is assumed, for practical convenience, that the combined figures of invertebrates obtained from the D-vac and Tullgren funnel for each turf represents the "total" fauna for the sample.

RESULTS

COMBINED RESULTS FOR ALL GROUPS IN UNGRAZED GRASSLANDS.

The D-vac is least effective in the permanent grassland P and most effective in Bu (Figure 2). When the May and August samples are plotted separately there is a clear seasonal difference with the D-vac taking less than 20 % in May but scoring between 33 % and 57 % in August. In the latter month it was again least effective in grassland P and most effective in grassland Bu. The same data are plotted in Figure 3 but as means of the total number of invertebrates in 4 samples from each grassland type. These figures illustrate the much richer fauna of grassland P and also the differences between the two artificial swards. The *Festuca/Agrostis* turf of

Bu scored higher numbers of invertebrates than the *Dactylis/F. arundinacea* sward of Au.

Apart from the Collembola and Acari, which were not counted, 18 invertebrate groups were represented in the D-vac and Tullgren funnel samples in the three grassland types but only 9 were present in significant numbers. These were Araneae, Isopoda, Diplopoda, Chilopoda, Auchenorhyncha, Coleoptera, Hymenoptera (excl. ants), Formicidae, Diptera.

COMBINED RESULTS FOR ALL GROUPS IN GRAZED GRASSLANDS.

The results obtained from the grazed grassland, compared with the ungrazed are shown in figs 4 and 5. The percentages taken by the D-vac and Tullgren funnels show sharp seasonal differences between May and August on Ag and Bg but the profiles of the two histograms are almost identical. The D-vac therefore appeared to operate with equal efficiency on both types of grazed sward, although the values varied from 10 % in May to about 57 % in August. The numbers of animals in Ag and Bg (fig. 5) were very similar and this together with habitat similarities such as open short vegetation and virtually no litter resulted in almost identical efficiency levels by the D-vac.

There was also similarity between the proportions of the fauna taken in the D-vac and Tullgren funnel when Au and Bu were combined and compared with Ag and Bg. There is a marked seasonal difference with the D-vac scoring about 13 % efficiency in May and about 55 % in August but the mean number of invertebrates in Au and Bu was nearly twice that in Ag and Bg (fig. 5) with the difference least in May and greatest in August.

EFFICIENCY LEVELS FOR DIFFERENT GROUPS OF INVERTEBRATES.

The comparative effectiveness of the D-vac in relation to different invertebrate groups is illustrated

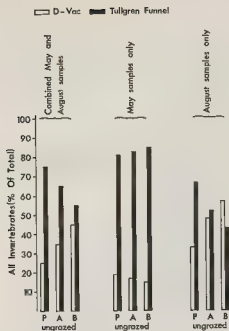


FIG. 2. — Percentages of all invertebrates taken by the D-vac and Tullgren funnel in the ungrazed grasslands.

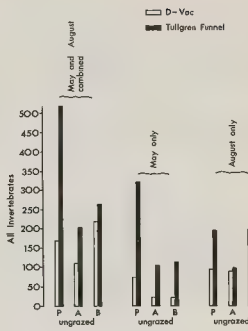


FIG. 3. — Number of invertebrates taken by the D-vac and Tullgren funnel in the ungrazed grasslands expressed as a mean of 4 samples in each case.

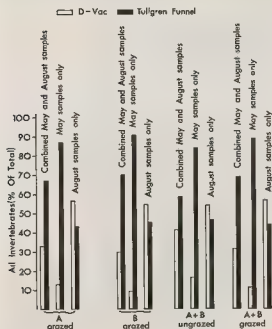


FIG. 4. — Percentages of all invertebrates taken by the D-vac and Tullgren funnel in the ungrazed and grazed plots of A and B grasslands.

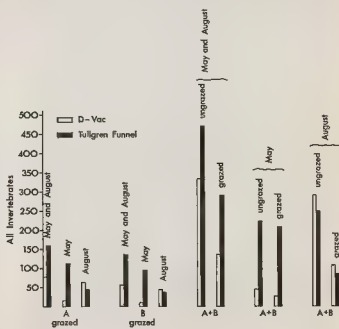


FIG. 5. — Number of invertebrates taken by the D-vac and Tullgren funnel in the grazed and ungrazed plots. A comparison of the results from grazed and ungrazed plots.

by a declining scale (table 2) from a maximum with winged insects which are usually found in the upper parts of the vegetation, through spiders which are distributed throughout all vegetation zones, to beetles and woodlice, most of which inhabit the litter or soil surface. Both Diptera and Hymenoptera were much more numerous in the ungrazed *Festuca/Agrostis* sward of Bu than in the other grassland types (fig. 6).

TABLE 2

Sampling efficiency (% of total) of the D-vac for Diptera (adults), Hymenoptera (excl. ants), Auchenorrhyncha (adults and nymphs), Araneae (adults and immatures), Coleoptera (adults), Isopoda (adults and immatures). May and August samples combined

	Grassland Types				
	P	Au	Ag	Bu	Bg
Diptera	84.2	100	97.6	96.6	90.5
Hymenoptera	82.6	91.8	92.4	89.7	86.8
Auchenorrhyncha (Homoptera)	64.9	36.1	28.9	43.6	22.1
Araneae	48.9	30.5	11.9	26.6	7.1
Coleoptera	27.2	25.0	13.0	22.2	7.2
Isopoda	12.6	-	-	-	-

The abundance of Isopoda in grassland P (fig. 7) but not elsewhere may be because the litter layer was better formed in the permanent grassland. The Araneae were well represented in all grasslands but were least numerous in Bg which had the shortest vegetation and the lowest biomass. Sampling efficiency values for spiders were lower in all the artificial swards possibly because the permanent grassland P had a different species composition and included more species which inhabited the field layer zone and were thus more likely to be caught.

The best results for the Auchenorrhyncha were obtained in the permanent grassland (fig. 8) and the efficiency levels fell in the samples from the shorter swards. The same phenomenon was recorded in the comparison between the May and August samples from the ungrazed grassland (table 5) although the

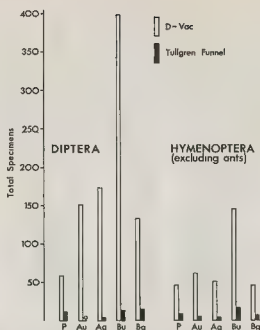


FIG. 6. — Total number of Diptera and Hymenoptera (excl. ants) taken by the D-vac and Tullgren funnel in the five grassland types.

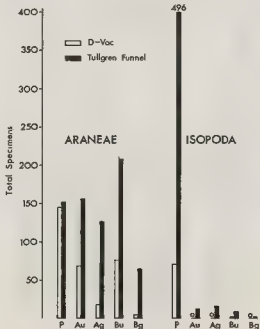


FIG. 7. — Total number of Araneae and Isopoda taken by the D-vac and Tullgren funnel in the five grassland types.

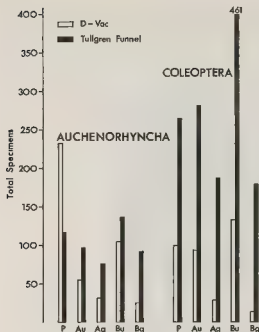


FIG. 8. — Total number of Auchenorhyncha and Coleoptera taken by the D-vac and Tullgren funnel in the five grassland types.

difference is not significant (table 6). These results suggest that the effectiveness of the D-vac air stream in different types of vegetation may vary according to the distribution and response of the invertebrates present at the time of sampling.

The Coleopteran fauna includes numerous species which live on or close to the ground surface so it is not surprising that the D-vac took only a relatively small proportion. The best results were obtained in P (27.2 %) and in Au (25.0 %) (table 2).

Differences in D-vac efficiency between grazed and ungrazed grasslands were greatest for the Coleoptera and Araneae (table 6, columns 1, 2 and 3). When the results from Ag and Bg were compared with, P, Au and Bu the significance levels reaches 0.1 % for both groups. However when the May results were separated from the August results, the Coleoptera showed a considerable difference in D-vac efficiency between grazed and ungrazed swards

only in August while the reverse was true for the Araneae.

SEASONAL DIFFERENCES.

From May to August changes will occur in the structure of the vegetation, climate and in the species composition of the invertebrate fauna. This suggests that D-vac efficiency may therefore vary according to season of sampling. By pooling the results of all five grassland types, a comparison was made between the efficiency levels of the D-vac in May and August 1978 (table 3). The Araneae, Coleoptera and Diptera showed little seasonal difference in the proportion of the catch taken by the D-vac. In the Hymenoptera the difference was greater but not significant while in the Auchenorhyncha the difference was significant at the 5 % level (table 6, column 6).

In tables 4 and 5 the efficiency levels (as percentage of catch) are shown for grazed and ungrazed grasslands respectively for the five most numerous invertebrate groups. In addition, for each invertebrate group, the D-vac catch values were expressed as proportions of the total catch and a simple analysis of variance carried out using a one-way classification model with four treatment groups,

May, grazed (MG) 8 replicates

May, ungrazed (MU) 12 replicates

August, grazed (AG) 8 replicates

August, ungrazed (AU) 12 replicates.

With the exception of the Diptera significant treatment differences were found in all groups supporting the hypothesis that D-vac efficiency varies according to season and environmental conditions. Table 6 summarises the significance of the following contrasts using the ordinary student's t-test.

MG-MU (Grazed versus ungrazed in May)

AG-AU (Grazed versus ungrazed in August)

MG + AG - MU - AU (Grazed versus ungrazed, overall)

TABLE 3

Differences in D-vac efficiency for five invertebrate groups between May and August (1978) samples. N = 20. All five grassland types (P, Au, Ag, Bu and Bg) included.

		D-vac			Tullgren		
		Total	Mean	%	Total	Mean	%
Auchenorhyncha (Homoptera) (adults and nymphs)	May	127	6.3	23.1	324	16.2	71.9
	Aug	320	16.0	61.5	200	10.0	38.5
Araneae (adults and immatures)	May	128	6.4	29.7	303	15.1	70.3
	Aug	184	9.2	31.6	398	19.9	68.4
Coleoptera (adults only)	May	158	7.9	16.6	795	39.7	83.4
	Aug	210	10.5	26.7	577	28.8	73.3
Diptera (adults only)	May	60	3.0	92.3	5	0.25	7.7
	Aug	854	42.7	97.1	25	1.2	2.8
Hymenoptera (adults only and excl. ants)	May	23	1.15	79.3	6	0.3	20.7
	Aug	327	16.3	91.4	31	1.5	8.6

TABLE 4

Differences in D-vac efficiency for five invertebrate groups between May and August (1978) samples. Grazed grassland only. N = 8

		D-vac			Tullgren		
		Total	Mean	%	Total	Mean	%
Auchenorhyncha (Homoptera) (adults and nymphs)	May	31	3.8	16.6	156	19.5	83.4
	Aug	26	3.2	70.3	11	1.4	29.7
Araneae (adults and immatures)	May	8	1.0	7.0	105	13.1	93.0
	Aug	14	1.7	14.4	83	10.4	85.6
Coleoptera (adults only)	May	29	3.6	11.1	232	29.0	88.9
	Aug	13	1.6	8.7	136	17.0	91.3
Diptera (adults only)	May	25	3.1	86.2	4	0.5	13.8
	Aug	281	35.1	99.3	2	0.2	0.7
Hymenoptera (Adults only and excl. ants)	May	5	0.6	62.5	3	0.4	37.5
	Aug	92	11.5	94.9	5	0.6	5.1

MG-AG (May versus August; grazed grasslands only)

MU-AU (May versus August; ungrazed grasslands only)

MG + MU - AG - AU (May versus August, overall)

MG - MU - AG + AU (Grazing versus months interaction).

The above analyses were repeated using the arc sin transformation of the observed proportions into angles, but this yielded virtually the same results. As a check on the validity of the t-tests on the

TABLE 5

Differences in D-vac efficiency for five invertebrate groups between May and August (1978) samples. Ungrazed grassland only. N = 12

		D-vac			Tullgren		
		Total	Mean	%	Total	Mean	%
Auchenorhyncha (Homoptera) (adults and nymphs)	May	95	8.0	36.4	168	14.0	63.6
	Aug	294	24.5	60.9	189	15.7	39.1
Aranese (adults and immatures)	May	120	10.0	37.7	198	16.5	62.3
	Aug	170	14.2	35.0	315	26.2	65.0
Coleoptera (adults only)	May	129	10.7	18.6	563	46.9	81.4
	Aug	197	16.4	30.8	441	36.7	69.2
Diptera (adults only)	May	35	2.9	97.2	1	0.08	2.8
	Aug	501	41.7	95.6	23	1.9	4.4
Hymenoptera (adults only and excl. ants)	May	18	1.5	85.7	3	0.25	14.3
	Aug	235	19.6	90.1	26	2.2	9.9

TABLE 6

Significance levels (student's t-test) of differences in D-vac efficiency for five invertebrate groups analysed for seasonal and treatment effects.

P < 0.1, * P < 0.05, *** P < 0.001

	1 MAY Grazed vs. ungrazed	2 AUGUST Grazed vs. ungrazed	3 MAY + AUGUST Grazed vs. ungrazed	4 GRAZED May vs. August	5 UNGRAZED May vs. August	6 UNGRAZED + GRAZED May vs. August	7 Months x Treatments interaction
Auchenorhyncha	*	ns	ns	*	ns	*	*
Coleoptera	ns	***	***	ns	*	ns	*
Diptera	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Hymenoptera (excl. ants)	*	ns	ns	*	ns	ns	*
Aranese	***	*	***	ns	ns	ns	ns

observed means, the contrasts were also examined using Scheffé's S-method of simultaneous confidence intervals (SCHEFFE, 1953). With this conservative procedure the results shown as significant at 10 % failed to reach significance at this level.

D-VAC EFFICIENCY COMPARISONS AT SPECIES LEVEL

The numbers of individual species were generally too small for statistical comparison but some inte-

resting additional information can be obtained from an examination of the more common spiders and beetles.

SPIDERS.

An examination of the spiders recorded in the different grasslands combined with available knowledge of where they live in the ground vegetation enables one to suggest possible reasons for some of the results. For example the largest proportion of each catch consisted of indeterminate immature linyphiid spiders. In the grazed grasslands (Ag, Bg) about 86 % was taken by the Tullgren funnel while in the ungrazed (Au, Bu), this value fell to about 57 %. This could be partly accounted for by the greater diversity of species, 22, in the ungrazed swards compared with 15 in the grazed. In addition 12 out of the 22 in the ungrazed were not recorded in the grazed, so there may be behaviour differences between the two faunas in their response to D-vac sampling.

One of the commonest species, *Leptyphantus tenuis*, is known to spin its small sheet web within vegetation where it is sufficiently open. In May there were 5 in the D-vac samples and 12 in the Tullgren samples and the figures for August were 13 and 18 respectively. The *Centromerita* spp. live in the grassland litter close to the ground surface; none was recorded in May but in August all the 82 immature specimens were taken in the Tullgren funnels. *Micrargus subaequalis* is another litter species which did not occur in the D-vac samples in May nor in August although 22 specimens were taken. On the other hand of 17 specimens of *Meioneta beata*, 12 were taken by the D-vac.

BEETLES.

The beetle fauna was relatively rich in species and individuals, compared with other groups, both in

May and August. In May 44 species and 718 specimens were taken and in August 55 species and 619 specimens. The percentage of these totals recorded in the D-vac varied from 21.3 % in May to 33.3 % in August. In the ungrazed plots in May (Au and Bu) nearly twice as many beetles were taken compared with the grazed Ag and Bg (367 and 192) but the proportions in the D-vac were similar, 17.7 % and 15.1 % respectively. In August the comparable figures for the same ungrazed and grazed plots were 390 and 112 and 40.5 % and 11.6 % respectively.

None of the species was both common in May and August. The weevil *Apion striatum* was not recorded in May and the 22 specimens taken in August were equally distributed between the D-vac and the turf samples, (table 7). *Apion dichroum* was more readily taken in the D-vac (66 % in August) but only 33.7 % of another common, clover-feeding weevil, *Sitona lineatus*. The more local weevil, *Barypeithes pellucidus* was abundant in May (16 % in the D-vac) but not recorded in August. None of the 39 *Amischa cavifrons* (Staphylinidae) occurred in the D-vac and both *Metopsia retusa* and *Micropeplus staphylinoides* were poorly represented but the two other staphylinids in table 7 scored 33.3 % and 40.0 %.

CONCLUSIONS

(1) The permanent grassland (P) was richer in species and numbers of invertebrates than the ungrazed artificial grasslands (Au, Bu) which in turn were richer than the grazed grasslands (Ag, Bg). The vegetation height and biomass of the permanent grassland (P) exceeded those of the other grasslands but there were more individual invertebrates in the B grasslands than in the A although the latter had a greater biomass and height.

(2) When samples for both seasons and all invertebrate groups were combined the D-vac was found to be least effective in P and most in B. When the

TABLE 7

Totals of the more common beetles taken in the D-vac and turf samples in the grazed and ungrazed plots, A and B

	May		August	
	D-vac	Turf	D-vac	Turf
<u>Apionidae</u>				
Apion striatum (Marsham)	not recorded		11	11
A. dichroum Bedel	8	6	45	23
<u>Curculionidae</u>				
Sitona lineatus (L.)	0	2	54	106
Barypeithes pellucidus (Boheman)	50	309	not recorded	
<u>Lethrididae</u>				
Enicmus transversus (Ol.)	25	47	7	8
<u>Staphylinidae</u>				
Amischa cavifrons (Sharp)	not recorded		0	39
Micropeplus staphylinoides (Marsham)	1	34	1	13
Metopsia retusa (Stephens)	5	24	3	11
Tachyporus hypnorum (Fab)	40	80	6	17
Cypha longicornis (Payk)	10	15	5	5

results for May were compared with August for all grasslands the D-vac values in the former varied from 14-18 % and in the latter from 33-58 %.

(3) There was little difference in the performance of the D-vac in Ag and Bg (all invertebrate groups). In both cases the extraction efficiency was poor in May and relatively good in August.

(4) Extraction efficiencies for the 6 most numerous invertebrate groups (May and August combined) showed a range from very high values for the and Hymenoptera, medium values for the Auchenorhyncha, relatively low values for the Araneae and Coleoptera and lowest for the Isopoda.

(5) Differences in extraction efficiency between grazed and ungrazed and between May and August were not significant for the Diptera but reached significant levels in some instances for the Hymenoptera, Coleoptera, Auchenorhyncha and Araneae.

(6) There is evidence to support the view that D-vac efficiency varies according to season, environmental conditions and species composition of the fauna.

ACKNOWLEDGEMENTS.

I am very grateful to K. LAKHANI who advised, on, and carried out the statistical analysis of the data and to R. PLANT who helped with the field-work and in other ways.

REFERENCES

- DIETRICK (E.J.), 1961. — An improved backpack motor fan for suction sampling of insect populations. *J. econ. Ent.*, **54**, 394-5.
- DUFFEY (E.), 1979. — Comparative sampling methods for grassland spiders. *Bull. Brit. Arach. Soc.*, **3** (2), 34-37.
- MACFADYEN (A.), 1963. — 2nd edition. *Animal Ecology: Aims and Methods*. Pitman, London.
- SCHEFFÉ (H.), 1953. — A method for judging all contrasts in the analysis of variance. *Biometrika*, **40**, 87.
- SOUTHWOOD (T.R.E.), 1978. — 2nd edition. *Ecological Methods with special reference to the study of insect populations*. Chapman and Hall, London.

DONNÉES ACTUELLES SUR LES INVERTÉBRÉS DES LANDES ARMORICAINES : ASPECT GLOBAL

par G. BARNAUD, A. CANARD, A. GEORGES et L. RICHARD

Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie
Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie
Université de Rennes I, 35000 Rennes Beaulieu

RÉSUMÉ

Nous tentons : de dresser une image du peuplement global d'invertébrés de landes armoricaines, de déterminer l'éventail de méthodes nécessaires pour échantillonner la faune de cet écosystème et nous discutons du problème de l'expression des résultats.

Dans les différentes associations végétales d'une lande sèche continentale, les groupes les mieux représentés sont : — les Acariens, les Collembolés et les Diptères présentant des densités de plusieurs milliers d'individus/m²; — les Aranéides, les Coléoptères, les Hyménoptères (Formicidés surtout) et les Hétéroptères dont les densités sont de quelques centaines d'individus/m². Les Thysanoptères, les Psocoptères et les Homoptères Psyllides sont particulièrement nombreux dans la strate arbustive (*Ulex europaeus* et *Sarothamnus scoparius*) mais il n'a pas été possible d'exprimer des résultats d'échantillonnage en densités.

SUMMARY

We try : — to give a picture of the total Invertebrate settlement in Armorican heathlands; — to discuss the list of sampling methods necessary for studying this ecosystem, and we discuss the problems linked with the expression of these results.

The most important Invertebrate groups among the different plant associations of a dry heathland are : — Acari, Collembola and Diptera with densities of several thousand animals/m²; — Aranea, Coleoptera, Hymenoptera (especially Formicidae) and Heteroptera with densities of some hundred animals/m². Thysanoptera, Psocoptera and Homoptera (Psyllidae) are particularly numerous in the bushy layer (*Ulex europaeus* and *Sarothamnus scoparius*) but these results cannot be expressed in densities.

INTRODUCTION

L'étude de la faune globale d'un écosystème a pour but de préciser les groupes taxinomiques dominants, ainsi que leur localisation dans l'espace et dans le temps. Une telle approche doit aider à le caractériser et à préparer les travaux ultérieurs sur des groupes particuliers. Elle permet éventuellement

d'effectuer des comparaisons avec d'autres écosystèmes.

Les premières données quantitatives dans le massif armoricain sont dues à GEORGES (1973). D'autres auteurs travaillant dans cette région sur des groupes particuliers, avec les méthodes adéquates, ont également pris en compte les autres Invertébrés dont ils calculent les abondances relatives : BELLIDO et DEVEAUX (1973), BAILLIOT (1975), BELLIDO (1975), DEBROISE (1977), CANARD (sous presse).

TABLEAU I
Quelques caractéristiques des travaux tenant compte de tous les groupes d'invertébrés

AUTEUR date publication	Stations	Groupements végétaux	Méthodes d'échantillonnage			
			type, caractéristiques	ampleur de l'échantillonnage par série	Nombre de séries	Durée de l'étude
GEORGES A. 1973 (poursuivi 1974, inédit)	Cap Fréhel	Lande mésophile Lande xérophile	Hélicomètre 0,25 m ² Prélèvements végétation et litière tri manuel	1 - 1,5 m ²	12	Janv. Août 1973 + Août 1973 - Mars 1974
	Monts d'Arrée (Crapou) Paimpont (Tiot)	Lande mésophile			1	AOût - Sept. 1973
BELLIDO A. et DEVEAUX D. 1973	Cap Fréhel	Lande xérophile Lande mésophile Lande méso-hygrophile	Pièges au sol, 0,27 m de circonférence. Liquide conservateur : eau teepolée	40-61 pièges durée de piégeage: 35 h	4	Avril-Août, 1973
CHARTREL J. 1974	Paimpont (Tiot) Lanveaux	<u>Ulex nanus</u> et <u>Ulex europaeus</u>	battage, parapluie japonais et prélèvements de rameaux	-	1	Août, 1974
	Cap Fréhel Monts d'Arrée(Crapou)	<u>Ulex galii</u> et <u>Ulex europaeus</u>				
BAILLOT S. 1975	Cap Fréhel	Lande mésophile		1,25 m ²		
		Gr. pionnier saxicole	masses d'émergence 0,25 m ²	2,5 m ²	-	Janv. Décembre 1973
	Paimpont	Pelouse à <u>Agrostis setacea</u>		2 m ²		
BELLIDO A. 1975		Gr. pionnier saxicole	sonde pédologique 79 cm	1-12 fois 79 cm ²	2	Août-Sept. 1975
	Paimpont	Pelouse à <u>Gladonia</u> sp.			2	Janv. 1974 à
		<u>Erica cinerea</u>			3	Sept. 1975
DEBROISE C. 1977	Monts d'Arrée Lanveaux		pièges lumineux type THRA modifié Cayrol	1 nuit	6	Mars-Août 1975
	Paimpont				20	Avril-Sept. 1975
	Cap Fréhel				15	Févr. Août 1975
RICHARD L. 1978(poursuivi 1979 ,inédit)	Paimpont (Tiot)	Pelouse à <u>Agrostis setacea</u>	carré de ramassage 0,1 m ² prélèvement végétation et sol. tri manuel	0,5 - 1 m ²	12	Juil. 1978 à Juin 1979
CANARD A. (sous presse)	La Briantais	Gr. pionnier saxicole Pelouse à <u>Postula ovina</u> , Pelouse à <u>Agros- tis setacea</u> Lande basse Lande à <u>Ulex europaeus</u> (strates basses)	carré de ramassage 0,1 m ² prélèvements végétation et sol tri manuel + extraction "Berlèse"	0,1 m ²	12	Févr. 76 - Févr. 77
		Lande à <u>Ulex europaeus</u> (strate arborescente), <u>Sarc- thamus scoparius</u>	prélèvements de rameaux tri manuel + extraction "Berlèse"	0,05 m ³		

RÉSULTATS TENANT COMPTE DE NOMBREUX GROUPES D'INVERTÉBRÉS.

Certaines méthodes dites « absolues » ont pour but de prélever toute la faune présente dans le milieu au moment de l'échantillonnage, d'autres n'en prélèvent qu'une partie soit en l'attirant soit en l'interceptant sur son passage. Nous considérons séparément les résultats obtenus par ces deux types de méthodes, nous critiquerons ultérieurement le bien fondé de cette séparation.

Données obtenues par des méthodes « absolues »

Les résultats obtenus par battage ou prélèvements de rameaux ne peuvent être exprimés qu'en abondance relative, ceux dus au biocénomètre, au carré de ramassage ou à une sonde pédologique peuvent aussi être exprimés en densités; enfin les données de nasses d'émergence traduisent une production.

Nous présenterons ci-après les résultats obtenus en lande littorale (Cap Fréhel), en landes continentales (Monts d'Arrée, Lanvaux, Paimpont, Baulon), puis les résultats de comparaisons entre stations.

Résultats en landes littorales.

Le travail de GEORGES (1973) poursuivi en 1974

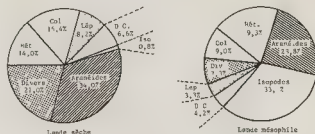


FIG. 2. — Abondance relative des différents groupes d'Invertébrés capturés au biocénomètre dans des landes sèches et mésophiles du Cap Fréhel (les Collembolés et les Acariens ne sont pas pris en compte (d'après GEORGES, inédit).

Col. : Coléoptères — D.C. : Diplopodes + Chilopodes — Div. : Groupes divers — Iso. : Isopodes — Hét. : Hétéroptères — Lép. : Lépidoptères.

TABLEAU II

Densité (d) et abondance relative (a %) des différents Invertébrés obtenus par l'emploi d'une sonde pédologique dans différentes associations végétales d'une lande sèche continentale (d'après BELLIDO, 1975).

Zones Groupes		Groupement pionnier saxicole				Pelouse à Cladonia sp.				Erica cinerea							
		16-08-75		13-09-75		31-01-74		10-09-75		Centre				périphérie			
		d ind./m²	a %	d ind./m²	a %	d ind./m²	a %	d ind./m²	e %	d ind./m²	a %	d ind./m²	a %	d ind./m²	a %	d ind./m²	a %
Acaréens	Proscimnates	550	11,4	1480	14,3	600	0,5	1950	3,1	1770	11,6	2790	3,2	1010	1,9		
	Gemadides	-	-	500	4,9	2600	2,0	950	1,5	2220	14,5	2530	2,9	510	1,0		
	Oribates	3400	70,2	5300	51,0	112400	87,5	55900	87,1	5250	34,3	78000	90,2	47980	92,0		
	Totaux	3950	81,6	7280	70,2	115600	90,0	57800	91,7	9240	60,4	83720	96,3	49500	94,9		
	Aranéides	-	-	36	0,3	-	-	380	0,6	84	0,5	505	0,6	-	-		
	Chilopodes	-	-	36	0,3	84	0,1	127	0,2	1480	9,6	253	0,3	-	-		
	Collembolés	190	3,9	2480	23,8	8800	6,9	4900	7,6	2570	16,8	1650	1,9	2280	4,4		
	Hétéroptères	420	8,8	420	4,0	21	0,02	-	-	570	3,7	127	0,1	-	-		
	Diptères	21	0,4	-	-	3760	2,9	-	-	865	5,6	-	-	-	-		
	Coléoptères	250	5,3	110	1,0	180	0,1	-	-	274	1,8	-	-	-	-		
	Divers	-	-	36	0,3	61	0,05	-	-	237	1,6	633	0,7	381	0,7		
	Σ	4800	-	10400	-	128400	-	64200	-	15320	-	86500	-	52150	-		

(inédit) a permis d'obtenir des informations sur un cycle annuel en landes xérophiles et mésophiles (fig. 2). Nous notons, en groupements mésophiles, l'importance des Isopodes, des Aranéides et des Hétero-ptères et, en groupements xérophiles, celle des Aranéides.

BAILLIOT (1975) nous apprend qu'en lande mésophile, 1 m² de sol fournit en 1 an 20 500 Diptères adultes soit 99 % du peuplement d'Invertébrés récoltés par les nasses d'émergences.

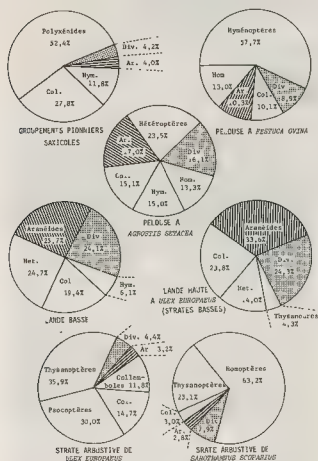


FIG. 3. — Abondance relative des différents groupes d'Invertébrés capturés au carré de ramassage ou par prélèvements de rameaux dans différentes associations végétales d'une lande sèche des environs de Rennes (La Briantais, d'après CANARD, sous-
presse) (les Acariens, les Collembolés et les larves de Diptère ne sont pris en compte que dans les strates arborescentes).
Ar. : Aranéides — Col. : Coléoptères — Div. : Groupes divers — Hét. : Hétero-ptères — Hom. : Homoptères — Hym. : Hyménoptères.

Résultats en lande continentale.

Utilisant une sonde pédologique, BELLIDO (1975) montre que les Acariens sont les animaux les plus nombreux en groupement pionnier saxicole, pelouse à *Cladonia* sp. et lande à *Erica cinerea*. Les Collembolés sont eux aussi très abondants avec des densités de plusieurs milliers d'individus par m².

A l'exception des Diptères dont les captures sont très variables en nombres, les autres groupes, ensemble, ne dépassent le millier d'individus qu'au centre des touffes d'*Erica cinerea* (Tableau II). Parmi les Acariens, les Oribates représentent plus de la moitié des captures totales. En pelouse à *Cladonia* sp., les adultes de l'Oribate le plus abondant : *Carabodes willmanni* Bernini 1975, dont la taille n'excède pas 1,5 mm, peuvent dépasser 60 000 individus/m².

CANARD (sous presse) a prospecté sept zones de végétation dans une lande sèche des environs de Rennes (Baulon). Il ne tient compte que de la faune épigée, à l'exception des Acariens et des Collembolés mal échantillonnés par ses méthodes. Il constate que, à l'exception des strates arborescentes, les différentes zones sont colonisées principalement par quatre groupes : Aranéides, Coléoptères, Hyménoptères (Formicides surtout), Hétero-ptères (fig. 3). Les densités de peuplement sont d'autant plus grandes que la végétation est épaisse (Tableau III). Dans trois zones,

TABLEAU III

Densités d'Invertébrés observées dans différents groupements végétaux d'une lande sèche (Baulon — La Briantais, Ile et Vilaine) (d'après CANARD, sous presse).

Végétation			densités moyennes annuelles ind./m ²
Groupements	structure	hauteur	
Groupements muscine lichéniques	ouverte	0-5 cm	210
Pelouse à <i>Festuca ovina</i>		5-10 cm	530
Lande basse		20-60 cm	1110
Pelouse à <i>Agrostis setacea</i>	fermée	30-50 cm	1750
Lande à <i>Ulex europaeus</i> strates basses		0,8 1,5 m	560

TABLEAU IV

Abondance relative de quelques groupes taxinomiques parmi les Invertébrés épigés d'une lande sèche, Collemboles et Acariens exceptés (d'après CANARD, sous presse).

Zones de végétation	Groupes	Abondances relatives %
	ORDRES espèces, <u>FAMILLES</u>	
Groupements pionniers saxicoles	POLYXENIDÉS	52,4 %
	Polyxenus lagurus Linné, <u>POLYXENIDAE</u>	52,4 %
Strates arbustive d' <u>Ulex europaeus</u>	THYSANOPTERES	35,9 %
	Odontothrips ulicis (Haliday), <u>TRIPIDAE</u>	32,1 %
	PSOCOPTERES	30,0 %
	Hyperates guentfalicus Kolbe, <u>ATROPIDAE</u>	22,3 %
	Ectopsocus briggii Mac Lachlan, <u>PERISOPSIDAE</u>	6,2 %
Strate arbustive de <u>Sarothamnus scoparius</u>	HOMOPTERES	63,2 %
	Arytaeus sp., <u>PSYLLIDAE</u>	62,6 %

certaines groupes possèdent une abondance relative beaucoup plus grande que les autres bien qu'ils ne soient représentés que par une ou deux espèces (Tableau IV).

Les résultats de RICHARD, 1978 (poursuivi en 1979, inédit) concernent une association de la lande sèche : la pelouse à *Agrostis setacea* détruite par le feu deux années auparavant (fig. 4). Ils mettent en évidence, dans cette faune de recolonisation, une forte proportion de Coléoptères (59 %) dont la densité moyenne annuelle est de 310 ind./m².

BAILLIOT (1975), utilisant les nasses d'émergences en groupement pionnier saxicole et en pelouse à *Agrostis setacea*, compte respectivement 11 200 et 8 400 Diptères adultes émergeant pendant un an

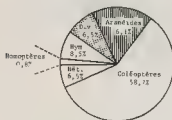


FIG. 4. — Abondance relative des différents groupes d'invertébrés capturés sur la pelouse à *Agrostis setacea* d'une lande sèche de la région de Paimpont (les Collemboles, les Acariens et les larves de Diptères n'ont pas été pris en compte) (Tlot, d'après RICHARD, inédit).

Div. : groupes divers — Hét. : Hétéroptères — Hym. : Hyménoptères.

d'une surface de 1 m², soit 97,6 et 97,7 % des captures totales d'invertébrés.

Résultats comparés entre différentes stations.

GEORGES (1973) compare des densités observées en Août sur les landes mésophiles de trois stations et constate une valeur plus élevée sur la lande littorale du Cap Fréhel (190 ind./m²) que sur les landes continentales de Paimpont (130 ind./m²) et des Monts d'Arrée (80 ind./m²).

CHARTREL (1974) compare au mois d'Août la faune des différents Ajoncs (*Ulex europaeus*, *U. galii*, *U. nanus*) de quatre stations (Cap Fréhel, Monts d'Arrée, Lanvaux, Paimpont), par deux méthodes différentes : battage et prélèvement de rameaux. Les prélèvements de rameaux mettent en évidence une forte proportion de Thysanoptères et d'Homoptères, alors que les plus nombreuses captures par battage sont celles de Collemboles, de Coléoptères et de Psocoptères.

Données obtenues par piégeage.

BELLIDO et DEVEAUX (1973) comparent les résultats de piégeages pratiqués dans trois associations de la lande littorale du Cap Fréhel (lande xérophile, mésophile, méso-hygrophile); les groupes les plus

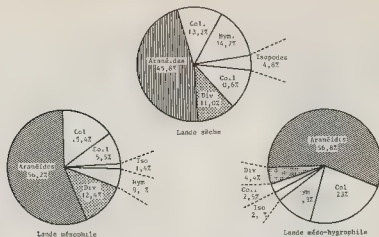


FIG. 5. — Abondance relative des différents groupes d'invertébrés capturés par piégeage au sol dans trois associations végétales du Cap Fréhel (d'après BILLBO et DEWEAUX, 1973).
Col.: Coléoptères — Coll.: Collemboles — Div.: groupes divers — Hym.: Hyménoptères — Iso.: Isopodes

abondants sont les Aranéides, les Coléoptères et les Hétéroptères (fig. 5).

DEBROISE (1977) utilisant les pièges lumineux compare la faune de quatre stations (fig. 6) et constate que les abondances relatives des captures se ressemblent dans les Monts d'Arrée et au Cap Fréhel avec 75 à 80 % de Lépidoptères et 15 à 20 % de Diptères, tandis qu'à Lanvaux et à Paimpont la distribution des animaux dans les différents groupes est plus variée et plus régulière.

RÉSULTATS OBTENUS PAR DES ÉTUDES SUR DES GROUPES PARTICULIERS.

Les nombreuses données établies pour différents groupes d'invertébrés des landes armoricaines ne sont pas toutes quantitatives, mais elles permettent de mieux cerner la faune globale. Les méthodes d'études utilisées sont très diverses et adaptées à chaque groupe. Le cadre de prélèvement est utilisé pour des espèces pouvant fuir en sautant, aussi possède-t-il des bords assez hauts, sa surface est adaptée aux densités de peuplement. Il a été utilisé pour les Orthoptères et les Homoptères Auchenorrhynques. La faune du sol nécessite une étude sur le

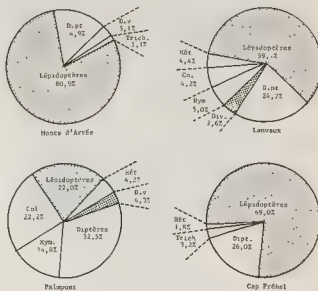


FIG. 6 — Abondance relative des différents groupes d'invertébrés capturés au piège lumineux dans quatre landes armoricaines (d'après DEBROISE, 1977).

Col.: Coléoptères — Dipt.: Diptères — Div.: Groupes divers Hét.: Hétéroptères — Hym.: Hyménoptères — Trich.: Trichoptères.

volume qu'elle colonise, même si les résultats sont exprimés ensuite par unité de surface. Les travaux de ce type portent sur les Acariens, les larves de Diptères et les Hyménoptères Formicidés. Beaucoup

d'Invertébrés s'envolent rapidement ou fuient à l'approche de l'expérimentateur et rendent au moins partiellement inefficace tout essai de relevé quantitatif, obligeant à faire appel à d'autres modes d'études. Certains groupes étudiés en landes présentent ces caractéristiques, ce sont : les Lépidoptères, les Diptères et des Hétéroptères.

Orthoptères.

Ce groupe nécessite l'emploi de cadres de prélèvements de grande taille, avec des bords assez hauts (surface : 3 m², bords : 0,8 m). Les résultats fournis par GUEGUEN (1976) et BARNAUD (1976) montrent que les densités estivales ne dépassent pas quelques individus par m² (des données de densités, entre autres, sont fournies par GUEGUEN dans les C.R. de ce Colloque). DELAUNAY (1977) montre, pour une espèce de lande sèche : *Myrmeleotettix maculatus* (Thunberg), que la densité de population évolue considérablement au cours de la saison.

Homoptères Auchenorrhynques.

Pour estimer leurs densités, FREZOULS (1974) doit employer un cadre de ramassage de 0,76 ou de 3 m². Les mesures effectuées deux années consécutives au mois d'Août, dans trois stations (Cap Fréhel, Paimpont et Mont d'Arrée) montrent une différence très nette entre les valeurs obtenues chaque année :

— 1973 : 2,2; 3,7 et 6,8 ind./m²

— 1974 : 21 ; 17 et 13 ind./m².

Coléoptères carabiques.

Si on possède des données quantitatives sur les petites espèces de cette famille (Richard, étude en cours), les espèces de grande taille posent un problème pour l'estimation de leurs densités de peuplements. On a recours pour leur étude au piégeage au sol (BELLIDO et DEVEAUX, 1973; BARNAUD, 1976); aussi les informations obtenues sont-elles qualitatives et non quantitatives.

Hyménoptères Formicidés.

CANARD (sous presse) a tenu compte des captures de Formicidés effectuées au carré de ramassage lors de ses prélèvements car ceux-ci comprenaient une couche de sol de 5 à 10 cm (cf. chapitre précédent). Mais les valeurs obtenues peuvent sous-estimer les densités réelles car les nids sont souvent à des profondeurs supérieures à 5 cm. L'utilisation d'une méthode adaptée à ce groupe est nécessaire, telle l'estimation du nombre de nids par unité de surface et du nombre d'individus par nids. Les Formicidés des landes ont été étudiés par LE DUCHAT d'AUBIGNY et FOURNEL (1973).

Diptères.

BAILLIOT et DELETTRE (1972), puis BAILLIOT (1975) par l'utilisation des nasses d'émergences mettent en évidence l'importance de quelques familles de Diptères à larves édaphiques : Sciariidés (75 % du peuplement de Diptères en Pelouse à *Agrostis setacea*, 33 % en groupement pionnier saxicole) Chironomides (58 % du peuplement en groupement pionnier saxicole).

Sur une pelouse à *Cladonia* sp. de la lande de Paimpont, DELETTRE (1975) étudie les Diptères Chironomides du genre *Parasmitia*. Il effectue des prélèvements de sol de 25 cm² et de 5 cm de profondeur, l'extraction des larves est effectuée soit par flottation soit au « Tollgren ». Les résultats fluctuent Lépidoptère, *Noctuidae*); DELAUNAY, 1977 (*Myrmeleotettix maculatus*, Orthoptère *Acridiidae*); PENICAUD, 1978 (*Pisaura mirabilis*, Aranéide, *Pisauridae*). GEORGES (1973) montre qu'il existe au Cap Fréhel des fluctuations annuelles dans les captures, non identiques d'une année à l'autre.

CHARTREL (1974) donne l'évolution des captures de différents groupes effectuées sur *Ulex europaeus* au cours du printemps et de l'été et montre une relation entre l'évolution des stades floraux et les captures de Coléoptères *Cryptophagidae* et du Thysanoptère *Odontothrips ulicis*.

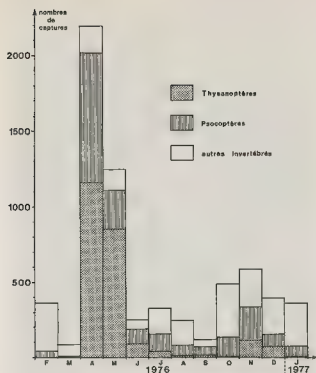


FIG. 7. — Evolution annuelle des captures d'Invertébrés dans la strate arbustive d'Ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) d'une lande sèche (La Briantais, d'après CANARD, sous presse).

Dans les strates arbustives d'*Ulex europaeus* et de *Sarothamnus scoparius* CANARD, (sous presse) observe une nette augmentation des captures totales au printemps (fig. 7 et 8) due aux augmentations des captures de Thysanoptères et de Psocoptères sur *Ulex europaeus*, d'Homoptères Psyllidés et de Thysanoptères sur *Sarothamnus scoparius*. Il n'y a pas d'évolution très nette des captures dans les autres zones de la lande sèche, si ce n'est peut-être, en été, d'une part une raréfaction de la faune dans les zones de végétation ouvertes et rases (groupement pionnier saxicole, pelouse à *Festuca ovina*) qui sont sèches et à fortes amplitudes thermiques journalières, et d'autre part une augmentation des captures dans les zones de végétation fermées et denses (pelouse à *Agrostis setacea*, lande basse, lande à *Ulex europaeus*) qui sont moins sèches et plus tempérées.

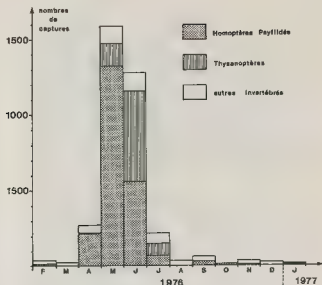


FIG. 8. — Evolution annuelle des captures d'Invertébrés dans la strate arbustive de Genêt à balais (*Sarothamnus scoparius*) d'une lande sèche (La Briantais, d'après CANARD, sous presse).

DISCUSSION

Les résultats permettant de cerner l'aspect global des Invertébrés dépendent en grande partie des méthodes d'échantillonnage et du mode d'expression des résultats. Aussi notre discussion abordera successivement : les méthodes d'échantillonnage, l'expression des résultats, les résultats.

MÉTHODES D'ÉCHANTILLONNAGE.

Pour vraiment connaître la faune globale des landes, il faudrait prélever tous les animaux de cet écosystème. Un tel prélèvement n'étant ni envisageable, ni souhaitable, il faut avoir recours à un échantillonnage; ce qui implique une approximation dans le meilleur des cas, de ne pas trouver de méthode d'échantillonnage dans le plus mauvais. La fréquence des captures, par l'utilisation d'une méthode « absolue », est fonction essentiellement de la densité

de population au moment du prélèvement. Il n'en est pas de même pour les pièges d'attraction, la probabilité de capture d'un individu est fonction de sa densité de population, de sa propre activité, et du degré d'attraction ou de répulsion qu'exerce le piège sur lui. Ces deux derniers facteurs sont incontrôlables, et nous ne savons pas ce qui peut être retenu des mesures quantitatives obtenues par ces pièges. Le piégeage au sol fait intervenir lui aussi un facteur d'attraction dû à la solution de conservation et aux éventuelles captures antérieures.

Tous les groupes et toutes les zones d'un biotope ne peuvent être étudiés par la même méthode. Lorsque le choix existe, il est préférable d'utiliser une méthode « absolue ». Ainsi le biocénomètre ou le carré de ramassage est d'un bon rendement pour beaucoup de groupes des strates épi-gées basses, mais les densités de peuplement étant différentes suivant ces groupes, il est nécessaire d'adapter les modalités des techniques utilisées à chacun d'eux. Les méthodes d'extraction automatique de la faune sont indispensables pour estimer les petites espèces de la litière et du sol (Acaréens, Collembolés...), mais aussi celles de la strate arborescente (Thysanoptères, Psocoptères, Homoptères Psyllidés, Collembolés...). Il faut mettre en pratique d'autres méthodes afin d'étudier les espèces promptes à s'enfuir, bien qu'aucune ne semble avoir de réelle valeur quantitative.

Les prélèvements de rameaux (Ajoncs et Genêts) sont effectués sur des volumes calculables, mais il faudrait les relier à une surface au sol pour exprimer les résultats en densités et les cumuler. Le battage, arbitrairement classé parmi les méthodes « absolues », fournit des résultats plus difficiles à exprimer en densités car il n'est pas possible d'évaluer le volume de végétation exploré. Si le battage a un bon rendement en ce qui concerne les espèces qui se laissent aisément choir, il est beaucoup moins efficace pour les espèces qui s'accrochent à leur support et celles, de petite taille, difficiles à distinguer sur la nappe de récolte (parapluie japonais). Or, les groupes numériquement les plus importants dans cette strate, en landes, sont constitués par des espèces de petite taille.

EXPRESSION DES RÉSULTATS.

Les nasses d'émergences expriment une production : celle de Diptères adultes issus d'une surface déterminée de sol. Les autres Invertébrés récoltés par cette méthode étaient présents lors de la mise en place de la nasse et correspondent, eux, à un prélèvement ponctuel. Les captures, par les nasses d'émergences, des Diptères et des autres Invertébrés traduisent donc d'une part une production et d'autre part une densité; aussi ne peut-on pas les comparer.

Si l'on peut envisager des prélèvements idéaux, il n'y a pas de mode d'expression idéal. Dans une étude de faune globale, il faudrait utiliser le même mode d'expression pour tous les groupes. Nous avons utilisé comme donnée de base le nombre d'individus capturés à un moment précis. Les biomasses n'ont pas été utilisées; elles auraient permis de mieux situer certains groupes dont les individus, bien que particulièrement nombreux, n'ont qu'un faible poids individuel (Collembolés, Acariens...), mais il aurait fallu pour cela effectuer des mesures supplémentaires. Les captures, exprimées par unité de surface, traduisent des densités. Il est difficile d'exprimer ces valeurs dans le temps. La notion de production relève de cette traduction, mais ne peut être calculée qu'après des études spécifiques. Elle est pourtant obtenue directement pour les Diptères par l'utilisation des nasses d'émergences. Nous avons effectué une moyenne des densités observées au cours du temps pour mieux traduire la densité réelle du peuplement, car il existe obligatoirement une évolution cyclique de chaque population. Nous avons calculé arbitrairement ces valeurs sur un cycle annuel, mais il existe des cycles pluriannuels dont il n'a pu être tenu compte. La densité moyenne annuelle est donc une valeur très imparfaite, mais elle l'est beaucoup moins qu'une mesure ponctuelle. Ainsi la disparité de deux valeurs de densités observées le même mois, deux années consécutives, peut être attribuée : — à l'approximation de l'échantillonnage, — au non synchronisme de deux cycles annuels de densité pour-

tant identiques (avance ou retard de l'un par rapport à l'autre), — à une différence effective des densités au cours de ces deux années.

Les œufs ne sont pas comptés dans les prélèvements car on ne peut pas tous les découvrir ou les déterminer. Ce fait a des conséquences plus ou moins importantes sur les calculs des densités moyennes annuelles pour lesquels nous avons utilisé les nombres de captures, car c'est lorsque les individus d'une espèce sont à l'état d'œufs que leur nombre est maximum; ce nombre décroît ensuite jusqu'à la ponte suivante (la biomasse n'évolue pas de même). Aussi lorsqu'une espèce annuelle effectue une grande partie de son cycle à l'état d'œufs, on lui attribuera une densité de population nulle au cours de cette période et sa densité moyenne annuelle en sera d'autant diminuée. On sous-estime ainsi certains groupes, comme par exemple les Orthoptères, dont la plupart des espèces passent la moitié de l'année à l'état d'œufs.

RÉSULTATS.

Les résultats en lande continentale sèche (Paimpont, région de Rennes) sont assez nombreux et complémentaires pour que nous puissions obtenir une certaine image de la faune globale d'une lande de ce type, ceux de Fréhel (landes sèche et mésophile) permettent d'effectuer quelques points de comparaison. Mais il est trop tôt pour pouvoir donner une idée générale sur la faune globale des landes, d'autant plus que les données comparées, toutes ponctuelles, ne sont pas d'un grand secours. au cours de l'année suivant les périodes de prélèvements entre les valeurs extrêmes : 730 ± 160 larves/m² et $22\ 500 \pm 2\ 500$ larves/m².

Les résultats sur les adultes (BAILLIOT et TREHEN, 1974; BAILLIOT, 1975) basés, entre autres, sur l'utilisation des pièges colorés et l'observation des essaims ne permettent pas de quantifier leur nombre ni d'estimer leur survie.

Hétéroptères.

EHANNO (en cours) compare les données obtenues par différents types de pièges (Barber, coloré, lumineux, succion) mis en pratique dans plusieurs biocénoses du massif armoricain et tente de préciser, à partir de ses données armoricaines et de celles de la littérature, l'impact de chacune dans la connaissance des biocénoses explorées de la faune armoricaine des Hétéroptères.

OLLIVIER (1979) étudie le *Lygaeidae Kleidocerus truncatulus-ericae* dans une lande xérophile du Cap Fréhel et, par l'utilisation d'un carré de ramassage de 0,1 m², précise les fluctuations de densité de cette espèce; la densité moyenne d'adultes de juillet 1973 à septembre 1974 est de 120 individus/m².

EVOLUTION SAISONNIÈRE DES PEUPELEMENTS.

Les densités de peuplement évoluent au cours de l'année en fonction notamment de l'évolution démographique des différentes espèces ou des déplacements de faune.

Nous ne donnons ici que des résultats généraux sur le peuplement des Invertébrés et nous n'analyserons pas les travaux ayant trait à l'évolution de populations : BELLIDO et DEVEAUX, 1973 (*Carabus cancellatus* et *Steropus madidus*, Coléoptères Carabidae); FREZOULS, 1974 (*Philaenus spumarius*, Homoptère Cercopidae); DELETTRE, 1975 (*Parasmittia* sp., Diptère Chironomidae); BAILLIOT, 1975 (plusieurs espèces de Diptères Chironomidae et Sciaridae); DEBROISE C., 1977 (*Lycophotia porphyrea*,

Il persiste encore des groupes pour lesquels nous ne possédons que des données générales sans même une liste d'espèces comme les Collembolés et les Hyménoptères (Formicidés exceptés), d'autres pour lesquels nous n'avons que des données qualitatives comme les Lépidoptères et les Coléoptères, d'autres enfin pour lesquels nous ne possédons aucune donnée bien que leur importance soit peut-être grande comme les Nématodes ou les Oligochètes.

L'évolution saisonnière des captures d'Invertébrés dans les strates arbustives de lande sèche (fig. 7 et 8) traduit surtout celle des populations dominantes : *Odonthrips ulicis* (Thysanoptère, Thripidae) et *Hyperetes guestfalicus* (Psocoptère, Atropidae) sur l'Ajone d'Europe, *Arytaena* sp. (Homoptère Psyllidae) sur le Genêt à balais. Dans les strates basses, l'évolution saisonnière des captures traduit peut-être des déplacements de faune en été depuis les zones rases et ouvertes (groupements pionniers saxicoles, pelouse à *Festuca ovina*) vers les zones fermées et épaisses (pelouse à *Agrostis setacea*, lande basse, lande à Ajone d'Europe), mais ceci est à confirmer par des prélèvements plus étendus que ceux réalisés jusqu'ici.

CONCLUSION

Les méthodes de prélèvement utilisées pour l'estimation de la faune globale sont nécessairement diverses et leurs résultats doivent se cumuler. Les méthodes « absolues » prenant en compte un grand nombre de groupes avec une assez bonne fidélité sont les seules permettant d'obtenir des résultats quantitatifs. Il est toutefois nécessaire d'en cumuler plusieurs car chacune est mieux adaptée à l'étude de groupes ou de zones particulières. Dans le cas des landes, ce sont : la sonde pédologique (faune hypogée et de la surface du sol, Acariens, Collembolles, larves de Diptères...), le biocénomètre ou le carré de ramassage de 0,1 à 0,5 m² (surface du sol, strates muscinale et herbacée; Aranéides, Coléoptères, Hyménoptères, Hétéroptères...), le cadre de ramassage de 1 m² et plus (mêmes zones que précédemment; Orthoptères, Homoptères Cercopidés et Jassidés), les prélèvements de rameaux (strate arbustive). Il faut aussi ajouter l'emploi de méthodes plus spécifiques comme les nasses d'émergences (productions de Diptères adultes et détermination des périodes d'émergences). Enfin, faute de pouvoir obtenir des données quantitatives, des résultats qualitatifs ont été obtenus dans les landes armoricaines par les méthodes suivantes : pièges au sol, jaunes, à suction

et lumineux, chasse à vue, fauchage, battage (Diptères, Lépidoptères, Hétéroptères Mirides, Coléoptères Carabiques...).

La faune globale des Invertébrés d'une lande sèche continentale, exprimée par les densités moyennes annuelles, met en évidence trois catégories de groupes : — Les Acariens (surtout des Oribates), les Collembolles et les Diptères (larves) présents à plusieurs milliers d'individus par m². — Les Aranéides, les Coléoptères, les Hétéroptères et les Hyménoptères Formicidés ont des densités de quelques centaines d'individus/m², — les autres groupes d'Invertébrés sont représentés par quelques dizaines d'individus/m². Trois groupes sont particulièrement abondants dans la strate arbustive (Ajones d'Europe et Genêt à balais) mais nous ne possédons pas de valeurs de densité à leur sujet; ce sont les Psocoptères, les Thysanoptères et les Homoptères Psyllidés. Sur les landes littorales du Cap Fréhel, les groupes sont à peu près représentés de la même façon qu'en lande continentale sèche, à l'exception des Hyménoptères Formicidés relativement moins abondants et des Crustacés Isopodes qui sont les Invertébrés les plus abondants en lande mésophile si l'on excepte les Acariens, les Collembolles et les Diptères. Il faut noter que deux groupes peut-être importants n'ont pas été estimés : les Nématodes et les Oligochètes. Dans une même station, nous possédons quelques éléments sur la localisation des groupes en fonction des associations végétales et des strates, mais il est encore prématuré de donner des résultats comparés entre les différentes stations.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILLIOT (S.) et DELETTRE (Y.), 1972. — Contribution à l'étude écologique des Diptères à larves édaphiques. Approche méthodologique. G.E.L.A. Rennes (D.G.R. S.T.) rapport interne n° 2, 1-73.
- BAILLIOT (S.) et TREHEN (P.), 1972. — Variation de l'attractivité des pièges colorés de Moencke en fonction de la localisation spatio-temporelle de l'émergence, des comportements sexuels et des phases de dispersion de quelques espèces de Diptères. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 1974, 6 (4), 575-584.

- BAILLIOT (S.), 1975. — Etude des mécanismes éco-éthologiques de l'émergence chez quelques Diptères Chironomides et Sciariques des landes armoricaines. *Thèse 3^e cycle Rennes*, 1-98.
- BARNAUD (G.), 1976. — Contribution à l'étude du fonctionnement des landes de l'Arrée : Intérêt de l'analyse de la distribution spatio-temporelle de quelques peuplements Arthropodiques dans la compréhension des effets de versants. *G.E.L.A. Rennes (D.G.R.S.T.) rapport interne n° 11*, p. 1-87.
- BELLIDO (A.) et DEVEAUX (D.), 1973. — Contribution à l'étude des landes armoricaines. Peuplement en Carabiques (Cop.) *G.E.L.A. Rennes (D.G.R.S.T.) rapport interne n° 3*, p. 1-62.
- BELLIDO (A.), 1975. — Etude morphologique et écologique de *Carabodes Willmani* Bernini, 1975 (*Acar*, *Oribatei*) dans une formation pionnière de la lande armoricaine. *Thèse 3^e cycle, Rennes*, p. 1-74.
- CANARD (A.), (sous presse). — Essai d'étude écologique quantitative sur quelques groupes d'Invertébrés épigés d'une lande sèche armoricaine. *Bull. Soc. Ecol.*
- CHARTREL (J.), 1974. — Contribution à l'étude des landes armoricaines. Evolution annuelle du peuplement entomologique des Ajoncs (cas particulier d'*Ulex europaeus*). *G.E.L.A. Rennes (D.G.R.S.T.) rapport interne n° 10*, p. 1-24.
- DEBROISE (C.), 1977. — Recherches écologiques sur les Lépidoptères Hétéroceres de la lande. Etude de la dynamique de population de *Lycophotia porphyrea* (Lep. Noctuidae). *Thèse 3^e cycle Rennes*, p. 1-211.
- DELAUNAY (G.), 1977. — Contribution à l'étude des Orthoptères des zones d'inculture : Etude d'une population de *Myrmeleotettix maculatus* (Orthoptère, Acrididae). *G.E.L.A. Rennes (D.G.R.S.T.) rapport interne n° 12*, p. 1-103.
- DELETTRE (Y.), 1975. — Eléments de la dynamique d'une population de *Parasmitia sp. carinata* Strenzke affinis (Diptera, Chironomidae) dans une formation pionnière de la lande armoricaine. *Thèse 3^e cycle Rennes*, p. 1-74, I-XXII.
- FREZOULS (C.), 1974. — Contribution à l'étude des landes armoricaines. Importance du peuplement Homoptérologique et étude particulière de *Philaenus spumarius*. *G.E.L.A. Rennes (D.G.R.S.T.) rapport interne n° 5*, p. 1-50.
- GEORGES (A.), 1973. — Contribution à l'étude des landes armoricaines. Faune globale : Evolution annuelle de quelques groupes d'Invertébrés. Tentative de mise au point d'un échantillonnage global et d'un appareil de tri polyvalent. *G.E.L.A. Rennes (D.G.R.S.T.) rapport interne n° 1*, p. 1-39.
- GUEGUEN (A.), 1976. — Recherches sur les Orthoptères des zones d'inculture de basse altitude. *Thèse 3^e cycle, Rennes*, p. 1-176, I-XI.
- LE DUCHAT D'AUBIGNY (J.) et FOURNEL (F.), 1973. — Contribution à l'étude des landes armoricaines. Peuplement myrmécologique. *G.E.L.A. Rennes (D.G.R.S.T.)*, rapport interne n° 3, p. 1-55.
- OLLIVIER (M.T.), 1979. — Données sur l'écologie d'un Hétéroptère *Lygaeidae* d'une lande littorale armoricaine xérophile. *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 15 (2), 389-414.
- PENICAUD (P.), 1979. — Dynamique d'une population de l'Araignée *Pisaura mirabilis* L. dans une lande bretonne. *Thèse 3^e cycle, Paris*, p. 1-89.
- RICHARD (L.), 1978. — Contribution à l'étude du peuplement animal d'une zone pionnière de la lande. *G.E.L.A. Rennes (D.G.R.S.T.)*, rapport interne n° 13, p. 1-42, I-XXVI.

APERÇU SUR LA FAUNE ENTOMOLOGIQUE DES LANDES ARMORICAINES : RHYNCHOTES HÉTÉROPTÈRES, PRINCIPALEMENT *MIRIDAE*, OBSERVÉS SUR LES VÉGÉTAUX DES DIVERSES STRATES

par Bernard EHANNO

Laboratoire de Zoologie et Ecologie, Université de Rennes

RÉSUMÉ

Revue faunistique et écologique des Hétéroptères, principalement *MIRIDAE*, observés dans les landes du Massif armoricain (166 espèces citées dont 134 caractéristiques ou habituelles, appartenant à 16 familles). Les espèces sont considérées dans leur liaison, plus ou moins étroite avec les plantes hôtes, dans leur appartenance aux différents niveaux et aux diverses strates de la végétation (strate herbacée inférieure, hypogée supérieure et litière, strate herbacée, strate arbustive, strate arborescente : feuillus et résineux, enclaves dulcaquicoles).

Des renseignements sur les cycles biologiques sont apportés pour des espèces caractéristiques. Des données complémentaires (observations en d'autres régions de France), à titre comparatif, permettent de mieux apprécier les cortèges de la faune armoricaine de ces Insectes dans les landes.

INTRODUCTION

Les zones incultes : espaces rudéraux, alentours négligés de l'habitat, bord des voies de communication, friches sur sols variés, dunes, landes, garrigues, maquis, sont avec les agrobiocénoses particulièrement à l'étude de nos jours, des territoires privilégiés d'une recherche entomologique, d'abord qualitative, de plus en plus quantitative.

SUMMARY

A faunistic and ecological review of Heteroptera, mainly *MIRIDAE*, found on the heath of the armorican massif is given (out of the 166 species named belonging to 16 different families — 134 species are found regularly or are characteristic of the region).

Both the more or less close relationships between these species and their host plants, and their belonging to different levels of the various vegetation strata (lower herbaceous, upper hypogeal and litter stratum, herbaceous stratum, arbustive (shrubs) stratum, deciduous and resinous arborescent stratum, dulcaquicoles enclaves) have been taken into consideration.

Information on the biological cycles of characteristic species is given. Complementary data (observations concerning other regions in France), by comparison, allowed a better appreciation on sequences in the armorican fauna of these insects on the heaths.

Les landes armoricaines, par leur importance dans la qualification des paysages bretons, leur diversité physionomique, écologique, sont des terrains d'étude de choix. Les Hétéroptères y prennent une place intéressante par leur localisation dans l'une ou l'autre des strates, en liaison avec le cycle des espèces et leur inféodation plus ou moins étroite aux plantes hôtes caractéristiques ou habituelles. En particulier, les *MIRIDAE*, par leurs exigences trophiques, par leur mode de ponte endophytique, sont attachés

aux végétaux et aux strates d'une manière parfois stricte.

Cette liaison ne peut suffire à établir cette faune d'une association végétale. L'inféodation est un rapport privilégié entre l'Insecte et sa plante hôte, dont la présence même en dehors de sa biocénose propre, peut entraîner celle de l'Insecte, parfois en nombre si le végétal trouve des conditions d'épanouissement satisfaisantes.

L'inféodation étroite du type : un Miride — une plante, n'est pas le cas général. C'est celui de *Dicyphus pallidicornis* (*Digitalis purpurea*), de *Capsodes lineolaus* (*Asphodelus albus*, *A. arrondeau*)... Le plus souvent, ici particulièrement où dominent en strate herbacée des Graminées et des Ericacées, en strate arbustive des Papilionacées, en strate arborescente quelques Conifères, l'inféodation, plus large, l'inscrit au niveau des plantes d'une même famille. Les Mirides liés à l'une ou à l'autre peuvent se rencontrer dans des régions biogéographiques différentes, en plaine comme en altitude, sur d'autres espèces de ces familles, intégrées dans des biocénoses voisines ou dissemblables.

Les cortèges de la faune armoricaine, notamment ceux de la biocénose lande, ne sauraient être étudiés sans qu'il soit fait référence aux données régionales dont l'analyse exhaustive n'a pas sa place ici. J'ai observé personnellement les espèces non armoricaines citées, en diverses régions de France, particulièrement en Touraine (Station de Richelieu et environs : Richelais, Plateau de Sainte-Maure, Champagne), dans le Poitou (Forêt de Moulière). Si la présence de certaines est possible dans le Massif Armoricain, celle de bien d'autres est peu probable.

MÉTHODES DE PROSPECTION

Le but des prospections étant de recenser les espèces, d'apprécier le degré de leur inféodation aux plantes hôtes, d'établir les étapes de leur cycle, de comparer la faune armoricaine avec les autres

faunes régionales, les méthodes sont, ici, qualitatives. Le nombre des relevés permet toutefois d'estimer l'abondance relative des espèces.

Collecte à vue : difficile pour les espèces en activité, pour celles des niveaux inférieurs, pour les individus de faible taille, elle provoque l'observation minutieuse et est positive.

Toile à battre : peu quantitative mais efficace, elle permet, sélectivement, de recueillir larves et adultes par aspiration.

Filet-fauchaie : très critiqué, fort peu sélectif sauf en strate homogène, il est utile dans une étude préliminaire.

Biocénomètre : intéressant pour les espèces des niveaux inférieurs, son efficacité est moindre pour celles des autres strates qui s'échappent avec rapidité. Il en est de même des variantes : végétation enfermée puis sélectionnée...

Pièges : attractifs, passifs, leur efficacité dépend de leur nature et de leur emploi dans chacun des biotopes. Les pièges Barber jouent leur rôle au niveau du sol mais ne renseignent guère sur la faune des strates supérieures que les pièges à SUCCION prélèvent. Les pièges COLORÉS apportent des renseignements complémentaires, les pièges LUMINEUX des résultats fragmentaires, souvent d'un grand intérêt (EHANNO & DEBROISE, 1975) en particulier dans la mise en évidence d'enclaves dulcaquicoles par la récolte de CORIXIDAE (EHANNO, 1979, sous presse).

Cylindre sécheur : efficace sans doute en strate herbacée tendre mais non au sein des Ericacées, encore moins en strate arbustive ou arborescente. Son maniement peu aisé favorise la fuite de la faune.

COLLECTE DES DONNÉES

Aux données personnelles (la majorité des informations) s'ajoutent celles de plusieurs Collecteurs qui m'ont confié pour identification les Hétéroptères obtenus notamment par des piégeages.

Il m'est agréable de remercier : l'Equipe de Recherche-Bocage de l'I.N.R.A., Rennes (Directeur : Professeur MISSENER) (piégeages colorés et à suction : jardin botanique et *arboretum* de l'I.N.R.A., Zones bocagères de Crédin et de Régigny, Morbihan), RAHN (piégeages lumineux dans le jardin botanique de l'I.N.R.A.), plusieurs Chercheurs du Groupe d'études des landes armoricaines (Directeur : Professeur LEFEUVRE) : DEBROISE (piégeages lumineux en landes de Fréhel, Côtes-du-Nord, de Paimpont, Ille-et-Vilaine, de Trédion Kerfily, Morbihan), BARNAUD (piégeage Barber en lande de Trédudon-Moine en Plounéour-Ménez, Finistère), CAMBERLEIN (piégeage Barber dans les dunes de Lampaul-Ploudalmézeau, Finistère), GEORGES, LE DUCHAT d'AUBIGNY (divers et biocénomètre : Landes de Fréhel), ainsi que OLLIVIER (prélèvements à vue et par placettes), et CANARD (biocénomètre et carrés de ramassage) (Baulon-La-Briantais, Maxent-La-Musse, plusieurs stations de la région de Paimpont, Ille-et-Vilaine; Fréhel, Côtes-du-Nord).

VUE D'ENSEMBLE ET ESSAI DE SYNTHÈSE DES DONNÉES RECUEILLIES

Les données sont ordonnées par strate et par plante hôte : Strate herbacée inférieure, hypogée supérieure, litière; Strate herbacée; Enclaves dulciques; Strate arbustive; Strate arborescente.

Les espèces caractéristiques sont citées avec quelques détails de leur biologie, de leur écologie et le calendrier des principales étapes de leur cycle. Dans quelques cas significatifs des renseignements complémentaires sont apportés d'après des observations collectées en d'autres régions (espèces des Papilionacées, des Conifères...). Les tableaux 1, 2 et 3, synthétisent ces données notamment les périodes d'observations des adultes des principales espèces.

Les espèces des autres familles ne sont pas traitées avec les mêmes détails sauf cas particuliers. Les LYGAEDAE, dont beaucoup sont liés aux niveaux

inférieurs, font l'objet d'autres travaux de ce colloque (OLLIVIER) et ne sont pas pris en compte ici.

Plusieurs espèces sont nouvelles pour le Massif Armoricaïn, parfois pour la France. Elles sont accompagnées du signe (*).

I. STRATE HERBACÉE INFÉRIEURE, HYPOGÉE SUPÉRIEURE, LITIÈRE.

Des MIRIDAE et des espèces de quelques autres familles, habituels de la strate herbacée, s'observent fréquemment à la base des plantes et au niveau du sol en liaison avec les conditions climatiques ou avec le cycle biologique (espèces hivernant à l'état adulte). Les suivantes sont plus particulièrement attachées à de tels milieux.

Deraeocoris morio : les seules captures en nombre de ce Miride, toutes des mâles, sont dues au piégeage lumineux en lande de Fréhel (Côtes-du-Nord) (EHANNO & DEBROISE, 1975). Il s'y ajoute une femelle prise au niveau du sol, en lande mésophile, à la base d'*Erica ciliaris* et d'*Ulex gallii*. L'espèce semble être inféodée aux Ericacées des landes mésophiles et méso-hygrophiles. Sa distribution reste mal connue (EHANNO, 1977 : 120-121, 125).

Myrmecoris gracilis : cantonné à la surface du sol, obtenu, bien que rarement, par prospection à vue à la base des touffes de *Molinia caerulea*, de *Calluna vulgaris* et d'*Erica cinerea*, en début et en fin juillet (landes de Paimpont et de la forêt de Rennes, Ille-et-Vilaine).

Hallodapus rufescens : j'ai signalé (Bull. Soc. sci., Bretagne, 1976, 51 : 67-69) la capture d'un mâle brachypère dans une lande hygrophile de Fréhel par GEORGES à la base de plants d'*Erica ciliaris*, de *Molinia caerulea*, d'*Ulex gallii* et d'*U. nannus*. C'est la seule capture de l'espèce dans le Massif armoricaïn. Elle n'est citée que de quelques localités françaises (WAGNER & WEBER, 1964 : 373).

Lygus rugulipennis, *L. pratensis* et *L. maritimus* ont été observé à maintes reprises à la base des

[illegible]

ENCLAVES		DULCAGUICOLES		STRATE ARBUSTIVE		P. ANTS		NOTES		PERIODES D'OBSERVATION DES ADULTES INFEODES		MOIS		01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12		01 02 03 04 05 06 07 08 09 10 11 12	
TABLEAU II		JULEX EUROPAEUS		SARCOMPHUS SCOPARIUS		JANIFRILLS COMMUNIS		JANIFRILLS COMMUNIS		JANIFRILLS COMMUNIS		JANIFRILLS COMMUNIS		JANIFRILLS COMMUNIS		JANIFRILLS COMMUNIS	
25	TERATOCORIS ANTEPHATIS	35	HETEROCORDYLUS PARYUS	37	HETEROCORDYLUS TIBIALIS	39	CAPSODES FLAVOMARGINATUS	41	ORTHOTYLUS ADENOCARPIS	43	ORTHOTYLUS VIRESCENS	45	ORTHOTYLUS CONCOLOR	47	PHYTOCORIS PINI	49	PHYTOCORIS PINI
26	CYRTORRHINUS CARICIS	36	PACHYLOPS BICOLOR	38	CAPSODES FLAVOMARGINATUS	40	ASCIODEMA OBSOLETUM	42	ORTHOTYLUS VIRESCENS	44	DERATOGRIS CORDIGER	46	NIRIS STRIATUS	48	PHYTOCORIS PINI	50	PHYTOCORIS PINI
27	TYTTUS PYGMAEUS	37	HETEROCORDYLUS TIBIALIS	39	CAPSODES SULCATUS	41	ORTHOTYLUS ADENOCARPIS	43	ORTHOTYLUS CONCOLOR	45	PHYTOCORIS AUSTRIACUS	47	PHYTOCORIS PINI	49	PHYTOCORIS PINI	51	PHYTOCORIS PINI
28	DOLICHONABIS LIMBATUS	38	CAPSODES FLAVOMARGINATUS	40	ASCIODEMA OBSOLETUM	42	ORTHOTYLUS VIRESCENS	44	DERATOGRIS CORDIGER	46	NIRIS STRIATUS	48	PHYTOCORIS PINI	50	PHYTOCORIS PINI	52	PHYTOCORIS PINI
29	LIMONABIS LINEATUS	39	CAPSODES SULCATUS	41	ORTHOTYLUS ADENOCARPIS	43	ORTHOTYLUS CONCOLOR	45	PHYTOCORIS AUSTRIACUS	47	PHYTOCORIS PINI	49	PHYTOCORIS PINI	51	PHYTOCORIS PINI	53	PHYTOCORIS PINI
30	ANAPTUS MAJOR	40	ASCIODEMA OBSOLETUM	42	ORTHOTYLUS VIRESCENS	44	DERATOGRIS CORDIGER	46	NIRIS STRIATUS	48	PHYTOCORIS PINI	50	PHYTOCORIS PINI	52	PHYTOCORIS PINI	54	PHYTOCORIS PINI
31	"SALIDAE"	41	ORTHOTYLUS ADENOCARPIS	43	ORTHOTYLUS CONCOLOR	45	PHYTOCORIS AUSTRIACUS	47	PHYTOCORIS PINI	49	PHYTOCORIS PINI	51	PHYTOCORIS PINI	53	PHYTOCORIS PINI	55	PHYTOCORIS PINI
32	"AMPHIBIOTICORISES"	42	ORTHOTYLUS VIRESCENS	44	DERATOGRIS CORDIGER	46	NIRIS STRIATUS	48	PHYTOCORIS PINI	50	PHYTOCORIS PINI	52	PHYTOCORIS PINI	54	PHYTOCORIS PINI	56	PHYTOCORIS PINI
33	"HYDROCORISES" : CORIXIDAE	43	ORTHOTYLUS CONCOLOR	45	PHYTOCORIS AUSTRIACUS	47	PHYTOCORIS PINI	49	PHYTOCORIS PINI	51	PHYTOCORIS PINI	53	PHYTOCORIS PINI	55	PHYTOCORIS PINI	57	PHYTOCORIS PINI
34	"AUTRES HYDROCORISES"	44	DERATOGRIS CORDIGER	46	NIRIS STRIATUS	48	PHYTOCORIS PINI	50	PHYTOCORIS PINI	52	PHYTOCORIS PINI	54	PHYTOCORIS PINI	56	PHYTOCORIS PINI	58	PHYTOCORIS PINI
35	HETEROCORDYLUS PARYUS	45	PHYTOCORIS AUSTRIACUS	47	PHYTOCORIS PINI	49	PHYTOCORIS PINI	51	PHYTOCORIS PINI	53	PHYTOCORIS PINI	55	PHYTOCORIS PINI	57	PHYTOCORIS PINI	59	PHYTOCORIS PINI
36	PACHYLOPS BICOLOR	46	NIRIS STRIATUS	48	PHYTOCORIS PINI	50	PHYTOCORIS PINI	52	PHYTOCORIS PINI	54	PHYTOCORIS PINI	56	PHYTOCORIS PINI	58	PHYTOCORIS PINI	60	PHYTOCORIS PINI
37	HETEROCORDYLUS TIBIALIS	47	PHYTOCORIS PINI	49	PHYTOCORIS PINI	51	PHYTOCORIS PINI	53	PHYTOCORIS PINI	55	PHYTOCORIS PINI	57	PHYTOCORIS PINI	59	PHYTOCORIS PINI	61	PHYTOCORIS PINI
38	CAPSODES FLAVOMARGINATUS	48	PHYTOCORIS PINI	50	PHYTOCORIS PINI	52	PHYTOCORIS PINI	54	PHYTOCORIS PINI	56	PHYTOCORIS PINI	58	PHYTOCORIS PINI	60	PHYTOCORIS PINI	62	PHYTOCORIS PINI
39	CAPSODES SULCATUS	49	PHYTOCORIS PINI	51	PHYTOCORIS PINI	53	PHYTOCORIS PINI	55	PHYTOCORIS PINI	57	PHYTOCORIS PINI	59	PHYTOCORIS PINI	61	PHYTOCORIS PINI	63	PHYTOCORIS PINI
40	ASCIODEMA OBSOLETUM	50	PHYTOCORIS PINI	52	PHYTOCORIS PINI	54	PHYTOCORIS PINI	56	PHYTOCORIS PINI	58	PHYTOCORIS PINI	60	PHYTOCORIS PINI	62	PHYTOCORIS PINI	64	PHYTOCORIS PINI
41	ORTHOTYLUS ADENOCARPIS	51	PHYTOCORIS PINI	53	PHYTOCORIS PINI	55	PHYTOCORIS PINI	57	PHYTOCORIS PINI	59	PHYTOCORIS PINI	61	PHYTOCORIS PINI	63	PHYTOCORIS PINI	65	PHYTOCORIS PINI
42	ORTHOTYLUS VIRESCENS	52	PHYTOCORIS PINI	54	PHYTOCORIS PINI	56	PHYTOCORIS PINI	58	PHYTOCORIS PINI	60	PHYTOCORIS PINI	62	PHYTOCORIS PINI	64	PHYTOCORIS PINI	66	PHYTOCORIS PINI
43	ORTHOTYLUS CONCOLOR	53	PHYTOCORIS PINI	55	PHYTOCORIS PINI	57	PHYTOCORIS PINI	59	PHYTOCORIS PINI	61	PHYTOCORIS PINI	63	PHYTOCORIS PINI	65	PHYTOCORIS PINI	67	PHYTOCORIS PINI
44	DERATOGRIS CORDIGER	54	PHYTOCORIS PINI	56	PHYTOCORIS PINI	58	PHYTOCORIS PINI	60	PHYTOCORIS PINI	62	PHYTOCORIS PINI	64	PHYTOCORIS PINI	66	PHYTOCORIS PINI	68	PHYTOCORIS PINI
45	PHYTOCORIS AUSTRIACUS	55	PHYTOCORIS PINI	57	PHYTOCORIS PINI	59	PHYTOCORIS PINI	61	PHYTOCORIS PINI	63	PHYTOCORIS PINI	65	PHYTOCORIS PINI	67	PHYTOCORIS PINI	69	PHYTOCORIS PINI
46	NIRIS STRIATUS	56	PHYTOCORIS PINI	58	PHYTOCORIS PINI	60	PHYTOCORIS PINI	62	PHYTOCORIS PINI	64	PHYTOCORIS PINI	66	PHYTOCORIS PINI	68	PHYTOCORIS PINI	70	PHYTOCORIS PINI
47	PHYTOCORIS PINI	57	PHYTOCORIS PINI	59	PHYTOCORIS PINI	61	PHYTOCORIS PINI	63	PHYTOCORIS PINI	65	PHYTOCORIS PINI	67	PHYTOCORIS PINI	69	PHYTOCORIS PINI	71	PHYTOCORIS PINI
48	PHYTOCORIS PINI	58	PHYTOCORIS PINI	60	PHYTOCORIS PINI	62	PHYTOCORIS PINI	64	PHYTOCORIS PINI	66	PHYTOCORIS PINI	68	PHYTOCORIS PINI	70	PHYTOCORIS PINI	72	PHYTOCORIS PINI
49	PHYTOCORIS PINI	59	PHYTOCORIS PINI	61	PHYTOCORIS PINI	63	PHYTOCORIS PINI	65	PHYTOCORIS PINI	67	PHYTOCORIS PINI	69	PHYTOCORIS PINI	71	PHYTOCORIS PINI	73	PHYTOCORIS PINI
50	PHYTOCORIS PINI	60	PHYTOCORIS PINI	62	PHYTOCORIS PINI	64	PHYTOCORIS PINI	66	PHYTOCORIS PINI	68	PHYTOCORIS PINI	70	PHYTOCORIS PINI	72	PHYTOCORIS PINI	74	PHYTOCORIS PINI
51	PHYTOCORIS PINI	61	PHYTOCORIS PINI	63	PHYTOCORIS PINI	65	PHYTOCORIS PINI	67	PHYTOCORIS PINI	69	PHYTOCORIS PINI	71	PHYTOCORIS PINI	73	PHYTOCORIS PINI	75	PHYTOCORIS PINI
52	PHYTOCORIS PINI	62	PHYTOCORIS PINI	64	PHYTOCORIS PINI	66	PHYTOCORIS PINI	68	PHYTOCORIS PINI	70	PHYTOCORIS PINI	72	PHYTOCORIS PINI	74	PHYTOCORIS PINI	76	PHYTOCORIS PINI
53	PHYTOCORIS PINI	63	PHYTOCORIS PINI	65	PHYTOCORIS PINI	67	PHYTOCORIS PINI	69	PHYTOCORIS PINI	71	PHYTOCORIS PINI	73	PHYTOCORIS PINI	75	PHYTOCORIS PINI	77	PHYTOCORIS PINI
54	PHYTOCORIS PINI	64	PHYTOCORIS PINI	66	PHYTOCORIS PINI	68	PHYTOCORIS PINI	70	PHYTOCORIS PINI	72	PHYTOCORIS PINI	74	PHYTOCORIS PINI	76	PHYTOCORIS PINI	78	PHYTOCORIS PINI
55	PHYTOCORIS PINI	65	PHYTOCORIS PINI	67	PHYTOCORIS PINI	69	PHYTOCORIS PINI	71	PHYTOCORIS PINI	73	PHYTOCORIS PINI	75	PHYTOCORIS PINI	77	PHYTOCORIS PINI	79	PHYTOCORIS PINI
56	PHYTOCORIS PINI	66	PHYTOCORIS PINI	68	PHYTOCORIS PINI	70	PHYTOCORIS PINI	72	PHYTOCORIS PINI	74	PHYTOCORIS PINI	76	PHYTOCORIS PINI	78	PHYTOCORIS PINI	80	PHYTOCORIS PINI
57	PHYTOCORIS PINI	67	PHYTOCORIS PINI	69	PHYTOCORIS PINI	71	PHYTOCORIS PINI	73	PHYTOCORIS PINI	75	PHYTOCORIS PINI	77	PHYTOCORIS PINI	79	PHYTOCORIS PINI	81	PHYTOCORIS PINI
58	PHYTOCORIS PINI	68	PHYTOCORIS PINI	70	PHYTOCORIS PINI	72	PHYTOCORIS PINI	74	PHYTOCORIS PINI	76	PHYTOCORIS PINI	78	PHYTOCORIS PINI	80	PHYTOCORIS PINI	82	PHYTOCORIS PINI
59	PHYTOCORIS PINI	69	PHYTOCORIS PINI	71	PHYTOCORIS PINI	73	PHYTOCORIS PINI	75	PHYTOCORIS PINI	77	PHYTOCORIS PINI	79	PHYTOCORIS PINI	81	PHYTOCORIS PINI	83	PHYTOCORIS PINI
60	PHYTOCORIS PINI	70	PHYTOCORIS PINI	72	PHYTOCORIS PINI	74	PHYTOCORIS PINI	76	PHYTOCORIS PINI	78	PHYTOCORIS PINI	80	PHYTOCORIS PINI	82	PHYTOCORIS PINI	84	PHYTOCORIS PINI
61	PHYTOCORIS PINI	71	PHYTOCORIS PINI	73	PHYTOCORIS PINI	75	PHYTOCORIS PINI	77	PHYTOCORIS PINI	79	PHYTOCORIS PINI	81	PHYTOCORIS PINI	83	PHYTOCORIS PINI	85	PHYTOCORIS PINI
62	PHYTOCORIS PINI	72	PHYTOCORIS PINI	74	PHYTOCORIS PINI	76	PHYTOCORIS PINI	78	PHYTOCORIS PINI	80	PHYTOCORIS PINI	82	PHYTOCORIS PINI	84	PHYTOCORIS PINI	86	PHYTOCORIS PINI
63	PHYTOCORIS PINI	73	PHYTOCORIS PINI	75	PHYTOCORIS PINI	77	PHYTOCORIS PINI	79	PHYTOCORIS PINI	81	PHYTOCORIS PINI	83	PHYTOCORIS PINI	85	PHYTOCORIS PINI	87	PHYTOCORIS PINI
64	PHYTOCORIS PINI	74	PHYTOCORIS PINI	76	PHYTOCORIS PINI	78	PHYTOCORIS PINI	80	PHYTOCORIS PINI	82	PHYTOCORIS PINI	84	PHYTOCORIS PINI	86	PHYTOCORIS PINI	88	PHYTOCORIS PINI
65	PHYTOCORIS PINI	75	PHYTOCORIS PINI	77	PHYTOCORIS PINI	79	PHYTOCORIS PINI	81	PHYTOCORIS PINI	83	PHYTOCORIS PINI	85	PHYTOCORIS PINI	87	PHYTOCORIS PINI	89	PHYTOCORIS PINI
66	PHYTOCORIS PINI	76	PHYTOCORIS PINI	78	PHYTOCORIS PINI	80	PHYTOCORIS PINI	82	PHYTOCORIS PINI	84	PHYTOCORIS PINI	86	PHYTOCORIS PINI	88	PHYTOCORIS PINI	90	PHYTOCORIS PINI
67	PHYTOCORIS PINI	77	PHYTOCORIS PINI	79	PHYTOCORIS PINI	81	PHYTOCORIS PINI	83	PHYTOCORIS PINI	85	PHYTOCORIS PINI	87	PHYTOCORIS PINI	89	PHYTOCORIS PINI	91	PHYTOCORIS PINI
68	PHYTOCORIS PINI	78	PHYTOCORIS PINI	80	PHYTOCORIS PINI	82	PHYTOCORIS PINI	84	PHYTOCORIS PINI	86	PHYTOCORIS PINI	88	PHYTOCORIS PINI	90	PHYTOCORIS PINI	92	PHYTOCORIS PINI
69	PHYTOCORIS PINI	79	PHYTOCORIS PINI	81	PHYTOCORIS PINI	83	PHYTOCORIS PINI	85	PHYTOCORIS PINI	87	PHYTOCORIS PINI	89	PHYTOCORIS PINI	91	PHYTOCORIS PINI	93	PHYTOCORIS PINI
70	PHYTOCORIS PINI	80	PHYTOCORIS PINI	82	PHYTOCORIS PINI	84	PHYTOCORIS PINI	86	PHYTOCORIS PINI	88	PHYTOCORIS PINI	90	PHYTOCORIS PINI	92	PHYTOCORIS PINI	94	PHYTOCORIS PINI
71	PHYTOCORIS PINI	81	PHYTOCORIS PINI	83	PHYTOCORIS PINI	85	PHYTOCORIS PINI	87	PHYTOCORIS PINI	89	PHYTOCORIS PINI	91	PHYTOCORIS PINI	93	PHYTOCORIS PINI	95	PHYTOCORIS PINI
72	PHYTOCORIS PINI	82	PHYTOCORIS PINI	84	PHYTOCORIS PINI	86	PHYTOCORIS PINI	88	PHYTOCORIS PINI	90	PHYTOCORIS PINI	92	PHYTOCORIS PINI	94	PHYTOCORIS PINI	96	PHYTOCORIS PINI
73	PHYTOCORIS PINI	83	PHYTOCORIS PINI	85	PHYTOCORIS PINI	87	PHYTOCORIS PINI	89	PHYTOCORIS PINI	91	PHYTOCORIS PINI	93	PHYTOCORIS PINI	95	PHYTOCORIS PINI	97	PHYTOCORIS PINI
74	PHYTOCORIS PINI	84	PHYTOCORIS PINI	86	PHYTOCORIS PINI	88	PHYTOCORIS PINI	90	PHYTOCORIS PINI	92	PHYTOCORIS PINI	94	PHYTOCORIS PINI	96	PHYTOCORIS PINI	98	PHYTOCORIS PINI
75	PHYTOCORIS PINI	85	PHYTOCORIS PINI	87	PHYTOCORIS PINI	89	PHYTOCORIS PINI	91	PHYTOCORIS PINI	93	PHYTOCORIS PINI	95	PHYTOCORIS PINI	97	PHYTOCORIS PINI	99	PHYTOCORIS PINI
76	PHYTOCORIS PINI	86	PHYTOCORIS PINI	88	PHYTOCORIS PINI	90	PHYTOCORIS PINI	92	PHYTOCORIS PINI	94	PHYTOCORIS PINI	96	PHYTOCORIS PINI	98	PHYTOCORIS PINI	100	PHYTOCORIS PINI
77	PHYTOCORIS PINI	87	PHYTOCORIS PINI	89	PHYTOCORIS PINI	91	PHYTOCORIS PINI	93	PHYTOCORIS PINI	95	PHYTOCORIS PINI	97	PHYTOCORIS PINI	99	PHYTOCORIS PINI	101	PHYTOCORIS PINI
78	PHYTOCORIS PINI	88	PHYTOCORIS PINI	90	PHYTOCORIS PINI	92	PHYTOCORIS PINI	94	PHYTOCORIS PINI	96	PHYTOCORIS PINI	98	PHYTOCORIS PINI	100	PHYTOCORIS PINI	102	PHYTOCORIS PINI
79	PHYTOCORIS PINI	89	PHYTOCORIS PINI	91	PHYTOCORIS PINI	93	PHYTOCORIS PINI	95	PHYTOCORIS PINI	97	PHYTOCORIS PINI	99	PHYTOCORIS PINI	101	PHYTOCORIS PINI	103	PHYTOCORIS PINI
80	PHYTOCORIS PINI	90	PHYTOCORIS PINI	92	PHYTOCORIS PINI	94	PHYTOCORIS PINI	96	PHYTOCORIS PINI	98	PHYTOCORIS PINI	100	PHYTOCORIS PINI	102	PHYTOCORIS PINI	104	PHYTOCORIS PINI
81	PHYTOCORIS PINI	91	PHYTOCORIS PINI	93	PHYTOCORIS PINI	95	PHYTOCORIS PINI	97	PHYTOCORIS PINI	99	PHYTOCORIS PINI	101	PHYTOCORIS PINI	103	PHYTOCORIS PINI	105	PHYTOCORIS PINI
82	PHYTOCORIS PINI	92	PHYTOCORIS PINI	94	PHYTOCORIS PINI	96	PHYTOCORIS PINI	98	PHYTOCORIS PINI	100	PHYTOCORIS PINI	102	PHYTOCORIS PINI	104	PHYTOCORIS PINI	106	PHYTOCORIS PINI
83	PHYTOCORIS PINI	93	PHYTOCORIS PINI	95	PHYTOCORIS PINI	97	PHYTOCORIS PINI	99	PHYTOCORIS PINI	101	PHYTOCORIS PINI	103	PHYTOCORIS PINI	105	PHYTOCORIS PINI	107	PHYTOCORIS PINI
84	PHYTOCORIS PINI	94	PHYTOCORIS PINI	96	PHYTOCORIS PINI	98	PHYTOCORIS PINI	100	PHYTOCORIS PINI	102	PHYTOCORIS PINI	104	PHYTOCORIS PINI	106	PHYTOCORIS PINI	108	PHYTOCORIS PINI
85	PHYTOCORIS PINI	95	PHYTOCORIS PINI	97	PHYTOCORIS PINI	99	PHYTOCORIS PINI	101	PHYTOCORIS PINI	103	PHYTOCORIS PINI	105	PHYTOCORIS PINI	107	PHYTOCORIS PINI	109	PHYTOCORIS PINI
86	PHYTOCORIS PINI	96	PHYTOCORIS PINI	98	PHYTOCORIS PINI	100	PHYTOCORIS PINI	102	PHYTOCORIS PINI	104	PHYTOCORIS PINI	106	PHYTOCORIS PINI	108	PHYTOCORIS PINI	110	PHYTOCORIS PINI
87	PHYTOCORIS PINI	97	PHYTOCORIS PINI	99	PHYTOCORIS PINI	101	PHYTOCORIS PINI	103	PHYTOCORIS PINI	105	PHYTOCORIS PINI	107	PHYTOCORIS PINI	109	PHYTOCORIS PINI	111	PHYTOCORIS PINI
88	PHYTOCORIS PINI	98	PHYTOCORIS PINI	100	PHYTOCORIS PINI	102	PHYTOCORIS PINI	104	PHYTOCORIS PINI	106	PHYTOCORIS PINI	108	PHYTOCORIS PINI	110	PHYTOCORIS PINI	112	PHYTOCORIS PINI
89	PHYTOCORIS PINI	99	PHYTOCORIS PINI	101	PHYTOCORIS PINI	103	PHYTOCORIS PINI	105	PHYTOCORIS PINI	107	PHYTOCORIS PINI	109	PHYTOCORIS PINI	111	PHYTOCORIS PINI	113	PHYTOCORIS PINI
90	PHYTOCORIS PINI	100	PHYTOCORIS PINI	102	PHYTOCORIS PINI	104	PHYTOCORIS PINI	106	PHYTOCORIS PINI	108	PHYTOCORIS PINI	110	PHYTOCORIS PINI	112	PHYTOCORIS PINI	114	PHYTOCORIS PINI
91	PHYTOCORIS PINI	101	PHYTOCORIS PINI	103	PHYTOCORIS PINI	105	PHYTOCORIS PINI	107	PHYTOCORIS PINI	109	PHYTOCORIS PINI	111	PHYTOCORIS PINI	113	PHYTOCORIS PINI	115	PHYTOCORIS PINI
92	PHYTOCORIS PINI	102	PHYTOCORIS PINI	104	PHYTOCORIS PINI	106	PHYTOCORIS PINI	108	PHYTOCORIS PINI	110	PHYTOCORIS PINI	112	PHYTOCORIS PINI	114	PHYTOCORIS PINI	116	PHYTOCORIS PINI
93	PHYTOCORIS PINI	103	PHYTOCORIS PINI	105	PHYTOCORIS PINI	107	PHYTOCORIS PINI	109	PHYTOCORIS PINI	111	PHYTOCORIS PINI	113	PHYTOCORIS PINI	115	PHYTO		

STRATE	ARBORESCENTE	TABLEAU III																							
ESSENCES	FEUILLES	ESSENCES RESINEUSES																							
ESSENCES	FEUILLES	ESSENCES																							
ESSENCES	FEUILLES	FEUILLES																							
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES	FEUILLES																								
ESSENCES																									

Ericacées qui ne sont pas leurs plantes hôtes habituelles et dans les litières pendant la saison froide, alors qu'elles hivernent à l'état adulte, de même que *Stenodema calcaratum* et *S. laevigatum*.

D'autres Hétéroptères vivent dans ces milieux. Les suivants y ont été observés :

REDUVIDAE : *Coranus subapterus* (°) (BARNAUD par pièges Barber); NABIDAE : *Anaptus major*, *Nabis ferus*, *Nabicula flavomarginata* (°) (BARNAUD, id.), *Stalia boops* (BARNAUD, id.), peu connu, les autres captures de l'espèce en Bretagne sont celle de PIONNEAU en 1905 dans la vallée de Saint-Alban, près d'Erquy (Côtes-du-Nord) et une prise personnelle, inédite, en lande d'Ouée (Ille-et-Vilaine); TINGIDAE : *Dictyonota strichnocera* (°), *Derephysia foliacea* (°) et *Acalypta parvula* (°). Cette dernière s'observe pendant toute l'année : les adultes sont rares de fin mai au début juillet, les larves ont été récoltées de mi-juin à fin août, la nouvelle génération apparaît au début juillet. Ce Tingide est connu aussi des dunes (CAMBERLEIN, 1976); ANTHOCORIDAE : *Lyctocoris campestris*, *Xylocoris galactinus* (°), fréquents dans les litières, *Cardiastethus fasciventris*, plus fortuit; CYDNIDAE : *Legnotus fumigatus* (°) (BARNAUD, CAMBERLEIN, par pièges Barber); SCUTELLERIDAE : *Eurygaster austriaca* (°) dans une litière d'*Ulex europaeus* (CANARD); PENTATOMIDAE : *Sciocoris cursitans*, *Zicrona caerulea*. Cette espèce, qui vit dans des milieux divers, a été observée sur *Juniperus communis* et est citée comme prédatrice de larves de Coléoptères Chrysomélides et de Lépidoptères (DUPUIS, 1949 : 248-249). Elle l'est peut-être aussi des larves de *Lycophotia porphyrea* étudié par DEBROISE 1977 dans les landes de Fréhel.

II. STRATE HERBACÉE.

Elle comprend pour l'essentiel des Graminées et des Ericacées et localement quelques autres végétaux : *Digitalis purpurea*, *Asphodelus albus*, *A. arrondeau*, *Jasione montana*, *Pteridium aquilinum*...

1. Graminées.

Ces végétaux avec d'autres permettent de caractériser les milieux d'après leur plus ou moins grande hygrophilie : *Molinia coerulea*, *Agrostis canina*, *A. stolonifera*, *Anthoxanthum odoratum* (milieux humides), *Agrostis setacea*, *A. tenuis*, *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Festuca rubra* (milieux mésophiles), *Festuca ovina*, *Agrostis tenuis*, *Brachypodium pinnatum* (milieux xérophiles). Ils sont hôtes des principaux MIRIDAE suivants :

Pithanus maerkeli : très commun (la forme macropère est rare) sur de nombreuses Graminées des landes, des prairies et des talus, le plus souvent dans des milieux hygrophiles et mésophiles, voire paludicoles (nombreuses observations sur *Juncus effusus*, *J. conglomeratus*...) fréquent aussi dans des territoires plus secs, sur des dunes... L'espèce observable à l'état adulte de fin mai à octobre, avec un maximum de densité en juin et pendant la première quinzaine de juillet, est encore abondante plus tard en altitude (début août, vers 1 000 et 1 500 m, Cirque de Lescun, Pyrénées-atlantiques).

Leptopterna dolabrata : habituelle des Graminées mais non exclusive des landes, fréquente dans les prairies, sur les dunes, les talus, dans des biotopes méso- et hygrophiles mais aussi dans des stations sèches. Les premiers adultes apparaissent pendant les derniers jours de mai, leur abondance est maximum en juin; quelques individus ont été capturés en septembre. L'espèce est encore bien représentée en altitude, au-dessus de 1 000 m, pendant la première quinzaine d'août (Puy-de-Dôme, Lozère, Pyrénées-atlantiques, Hautes-Pyrénées, Pyrénées-orientales, Aude, Isère, Alpes-de-Haute-Provence, Hautes-Alpes, Drôme).

Leptopterna ferrugata : semble préférer les stations sèches (pinèdes, dunes) à Graminées xérophiles : *Avena pubescens*, *A. pratensis*, *Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*, *Ammophila arenaria*, *Agropyron junceum*... Les adultes se rencontrent de fin mai à fin juillet, surtout en juin.

Notostira elongata et *N. erratica* ont chacun une génération estivale et une génération automnale avec un maximum d'adultes observables en juin et au début juillet et un autre en septembre. Ils se rencontrent sur les Graminées des landes mais sont plus communs sur celles des dunes, des prairies et des bords de chemins, dans des milieux mésophiles et xérophiles.

Trigonotylus ruficornis et *T. coelestialium* (°) : vraisemblablement souvent confondus fréquentent les Graminées des landes, des bordures de forêt (notamment pour la première : forêt de Rennes, de Haute-Sève, de Paimpont (Ille-et-Vilaine), de Meucon (Morbihan), pour la seconde : forêt de Rennes, de Liffre, de Paimpont (Ille-et-Vilaine), de Trédion-Kerfily (Morbihan); dans ces deux dernières localités l'espèce a été prise par piégeage lumineux (DEBROISE, août 1975). *T. ruficornis* est de plus fréquent en particulier sur les dunes du littoral.

T. coelestialium : non encore signalé du Massif armoricain, est nouveau pour la France. Je connais cette espèce, en plus des localités citées, de Parthenay-de-Bretagne, de Bazouges-la-Pérouse, de Rennes (jardin botanique de l'IN.R.A., captures au piège lumineux par RAHN, août 1971) (Ille-et-Vilaine), de Touraine (Station de Richelieu, Pays de Vêron, Indre-et-Loire), de Saint-Jean-la-Croix (bords de Loire, sur *Eragrostis pilosa*) (Maine-et-Loire), de Salses (Pyrénées-orientales : Collection POISSON-BRASIL & POISSON). Récemment, FAUVEL l'a capturé grâce à des pièges à glu sur des Poiriers aux environs d'Avignon (Vaucluse) (Communication du Collecteur). Cette espèce a probablement deux générations annuelles : observable de juin à mi-octobre l'abondance des adultes est maxima, d'une part en juillet, d'autre part en septembre.

Stenodema laevigatum et *S. calcaratum* sont habituels de nombreuses Graminées des landes, des talus, des prairies. Les adultes, du fait du chevauchement des générations, sont observables toute l'année, pendant la saison froide au sein des touffes de Graminées et à leur base. La seconde est plus nettement liée aux milieux mésophiles et même hygrophiles sur

les Junces, les Carex... en bordure des mares, des étangs, des tourbières.

Phytocoris varipes fréquente les Graminées des landes en stations humides mais aussi dans des biotopes xérophiles : landes sèches, friches sur sols sableux ou calcaires. L'espèce s'observe de plus sur *Erica cinerea*, *Calluna vulgaris*, souvent sur *Sarothamnus scoparius*, parfois sur *Ulex europaeus* et sur *Ulex minor*, *U. gallii*. Les adultes, plus abondants de mi-juillet à mi-août se rencontrent de fin juin au début septembre.

Conostethus roseus (°) n'a été capturé qu'une fois dans la région, sur *Agrostis canina*, dans les landes de Paimpont (18 juillet 1969).

D'autres Hétéroptères, non stricts de ces biotopes, s'y rencontrent :

NABIDAE : *Aptus mirmicoides* dont les larves tendent à se localiser près du sol, *Nabis fesus*, *N. pseudoferus*, *N. punctatus*, *N. rugosus*, parfois *Himacerus apterus*, plus fréquent en strates arbustive et arborescente; dans les zones mésophiles et hygrophiles : *Dolichonabis limbatus*. *Limnonabis lineatus* (°) vit sur les Juncacées et à leur base et pourrait se remarquer en bordure des collections d'eau. SCUTELLERIDAE : *Eurygaster testudinaria*, en biotopes mésophiles surtout, *E. maura*, plus xérophile. PENTATOMIDAE : *Aelia acuminata*, *Neotiglossa leporina*, *N. pusilla*... RHOPALIDAE : *Myrmus miriformis* parfois abondant en landes xérophiles... ALYDIDAE : *Alydus calcaratus*...

2. Ericacées.

Les Bruyères caractérisent les types de landes : sèche, mésophile, humide. Elles sont hôtes de 2 MIRIDAE : *Orthotylus ericetorum* et *Phytocoris jordanii*, en plus de *Deraeocoris morio* et de *Hallodapus rufescens*, cités plus haut, et d'un NABIDAE : *Nabis ericetorum*. Les 2 Mirides s'observent effectivement sur *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea*, *E. ciliaris*, *E. tetralix*, mais ne sont vraiment inféodés, voire abondants que sur les deux premières, dans les biotopes xérophiles et xéro-mésophiles. Elles sont plus for-

tuites sur les deux autres dans les landes mésophiles et hygrophiles. *E. ciliaris* et *E. tetralix* couvrent aussi des surfaces moins étendues et plus localisées que la Callune et la Bruyère cendrée.

Orthotylus ericetorum : peut être très abondant sur ces Bruyères, davantage sur *E. cinerea* dont la floraison s'étale sur plus de 4 mois que sur *C. vulgaris* en fleurs pendant moins longtemps. Les larves font leur apparition sur la Bruyère cendrée pendant la dernière semaine de juin, alors que s'ouvrent les boutons floraux. D'autres se remarquent en fin juillet (et début août) puis en fin août (et début septembre). Les adultes sont abondants pendant : 1) la 2^e et la 3^e semaine de juillet, 2) la 3^e et la 4^e semaine d'août, 3) la 2^e quinzaine d'octobre et le début septembre. Ils se capturent encore au début novembre sur *Calluna vulgaris* dont la floraison n'est pas achevée, au contraire de celle d'*Erica cinerea*.

Il est ainsi permis de penser que l'espèce montre un chevauchement d'au moins 2 générations, de 3, vraisemblablement. Ceci s'observe aussi pour un autre Miride, *Dicyphus epilobii*, inféodé à une plante à floraison longuement étalée, *Epilobium hirsutum* des milieux humides (base des talus et fossés).

O. ericetorum fréquente aussi *Erica scoparia* en strate arbustive (Indre-et-Loire, Pyrénées-orientales) et *Erica arborea* (Pyrénées-orientales).

Phytocoris jordani, décrit en 1954, pouvant se confondre avec *P. varipes* et avec *P. austriacus*, reconnu à la même époque, est encore peu cité de France. Je l'ai observé dans le Massif armoricain (Paimpont) et en Anjou (Réserve botanique de Pont-Barré) sur la Callune, la Bruyère cendrée, en septembre et en août. Des piégeages lumineux ponctuels, en landes xérophiles et méso-xérophiles en ont livré un petit nombre (Fréhel, Paimpont, Trédion-Kerfly : DEBROISE, juillet et août 1975). *Autres observations régionales* : j'en ai capturé plusieurs exemplaires sur *Ulex minor* dans les landes de la Forêt de Moulière (Vouneuil-sur-Vienne : les Moulières-neuves, en Poitou, fin août 1979). Je la connais de plus, en juillet sur *Lavandula vera* (Alpes-de-Haute-Provence), par fauchage sur friches en sols calcaires (Drôme, Avey-

ron, Gard), sur *Genista scorpius*, *Lavandula staechas* et *Cistus laurifolius* de côteaux calcaires (Pyrénées-orientales), sur *Centaurea paniculata* (Vaucluse) et sur *Thymus vulgaris* (Espagne : Sierra de la Esque-lla).

Nabis ericetorum : présent à l'état adulte pendant presque toute l'année, à l'état larvaire, surtout, de mi-juillet à mi-août. L'espèce est habituelle des Ericacées de notre région, d'*Erica vagans* (Touraine), commune dans la strate arbustive sur *Erica scoparia* (Touraine), *Ulex europaeus*, *Sarothamnus scoparius* mais aussi sur *Genista purgans* (Massif central, Pyrénées). Les individus hivernent sur ces végétaux, de préférence vers leur base et au niveau des litières ainsi que sur *Juniperus communis* (Touraine, Massif central, Massif armoricain).

D'autres Hétéroptères, habituels d'autres strates, ne sont pas rares sur les Ericacées : MIRIDAE : *Phytocoris austriacus*, *P. varipes*, *Orthotylus virescens*, *Pachylopus bicolor*, parfois aussi *Pitthanus maerkeli*, *Stenodema laevigatum*; NABIDAE : *Nabis pseudoferus*, *N. punctatus*, *N. rugosus*; ANTHOCORIDAE : *Anthocoris nemorum*, *Orius laevigatus*, *O. minutus*, *O. niger*; PENTATOMIDAE : *Piezodorus lituratus* *Zicrona coerulea*...

3. Autres végétaux herbacés.

La présence locale, parfois occasionnelle dans les landes de tel ou tel végétal peut être accompagnée de celle du cortège des espèces inféodées. *Digitalis purpurea*, *Asphodelus albus*, *A. arrondeau* et *Jasione montana*, en sont quelques exemples.

Digitalis purpurea.

Dès le début de juin et avant même le début de la floraison les larves des premiers stades de *Dicyphus pallidicornis* sont présentes, cantonnées à la face inférieure des feuilles, plus nombreuses au niveau de la rosette inférieure et des feuilles basses. Les adultes brachyptères, le plus souvent, ou macroptères (mâles et femelles) recherchent en plus la hampe florale, les fleurs, les pédoncules floraux. Ils sont en

plus grand nombre de la seconde semaine de juin aux premiers jours de juillet, se capturent çà et là en fin juillet. En altitude (1 000 à 1 200 m, Cirque de Lescun, Pyrénées-atlantiques), je les ai observés en nombre à la fin juillet et au début août, les *Digitalis* étant là, en pleine floraison. L'espèce est également fréquente sur les *Digitalis* des talus.

Asphodelus albus, *A. arrondeaui*.

Dans les landes de l'intérieur, *Asphodelus albus* et dans les landes du littoral, *A. arrondeaui*, sont hôtes d'individus parfois nombreux de *Capsodes lineolatus*, espèce inféodée aux Liliacées, voisine de *C. cingulatus* qui se rencontre en diverses régions de France sur *Verbascum* spp., *Galium* spp., *Achillea* spp., *Senecio* spp., mais n'a pas été observée en Bretagne.

L'espèce des Asphodèles armoricains effectue son cycle de mai à juin; quelques adultes s'observent sporadiquement pendant la première quinzaine de juillet sur des plantes des prairies. Les larves, à la base des hampes florales en formation au début mai, s'élèvent le long de cet axe au fur et à mesure de son développement et de l'ouverture successive des bourgeons floraux puis des fleurs. Les adultes s'y accouplent. La femelle introduit ses œufs, en nombre variable dans des fissures qu'elle provoque le long de la hampe, le plus souvent la tête en bas. Le nombre des individus par plant ou par groupe de plants peut être localement important. Ce fut le cas en juin 1976 dans une station du sud de Rennes (La Dominelais) à forte densité d'Asphodèles, en limite de prairie et d'un talus. En landes, les Asphodèles, plus dispersées, accueillent un nombre moins élevé d'individus.

La stabilité de l'espèce dans les stations est fonction de la conservation sur place des hampes florales. Ainsi, dans la région de Paimpont (La Touche-Guérin), les incendies de 1976 ont détruit ces hampes et depuis *Capsodes lineolatus* s'observe peu.

Les principales stations de l'espèce sont les suivantes :

— landes de l'intérieur : région de Paimpont (plusieurs stations), La Dominelais (Ille-et-Vilaine),

Oudon (d'après PENEAU in DOMINIQUE, 1902 : 195), Grand-Auverné (Loire-atlantique), — landes du littoral : Ploemeur-Kerroc'h (Morbihan) (Leg. LE GARFF et observations personnelles).

Elle est récoltée aussi sur *Asphodelus* sp. dans des garrigues aux environs de Montpellier (Hérault) par DEMAISON (communication du Collecteur).

Je n'ai pas observé l'autre espèce dans le Massif armoricain mais la connaît de la Drôme (Vercors), des Alpes-de-Haute-Provence, de l'Aude, des Pyrénées-orientales, de la Lozère et sur Cantal, le plus souvent sur des Papilionacées.

Pteridium aquilinum.

La lande peut faire place localement à une Ptéridaie. *Monalocoris filicis* vit sur cette Fougère dont il recherche les pieds fertiles. Il n'est pas rare sur *Athyrium filix-femina*, *Thalypteris palustris* et se rencontre de fin mai à fin octobre. *Bryocoris pteridis*, mâles et femelles brachyptères et macroptères, est inféodée aussi à *P. aquilinum* mais plus encore à *Athyrium filix-femina*, *Polystichum filix-mas*. Les adultes sont observables de fin juin à fin septembre.

Jasione montana.

Cette Campanulacée est l'hôte de *Strongylocoris luridus*, peu récolté en Bretagne, récemment pris sur cette plante, en pelouse lande à *Festuca ovina* (Baulon-la-Briantais, 1 mâle, 20 août 1975 : CARNARD).

III. ENCLAVES DULCAQUICOLES.

Les landes hygrophiles, les Ptéridaies, peuvent localement faire passage à des tourbières et aussi inclure des flaques, mares naturelles ou artificielles.

Leur faune, non exclusive des landes ne peut être prise en compte ici que d'une manière non exhaustive. Elle se compose notamment de quelques Hétero-
ptères terrestres inféodés à des végétaux hygro-

philes, en bordure des étendues aquatiques, d'Hétéroptères AMPHIBIOCRISÉS localisés à ce territoire et à la surface des eaux, d'Hétéroptères HYDROCRISÉS en pleine eau. Plusieurs des espèces citées ont été obtenues par piégeages lumineux. Certaines sont peu connues bien qu'habituelles de ces zones humides. Quelques autres, non encore recueillies en landes, sont susceptibles d'y être présentes.

Les Hétéroptères terrestres ci-après fréquentent les végétaux hygrophiles tels que : *Agrostis canina*, *Molonia caerulea*, *Carex* spp., *Scirpus* spp., *Juncus conglomeratus*, *J. effusus*, *J. sylvaticus*... souvent à leur base sur le sol nu ou recouvert de Mousses :

MIRIDAE. — *Teratocoris antennatus*, dont les adultes se rencontrent de mi-août à fin octobre peut être localement abondant. L'espèce présente des variations importantes de coloration et vit aussi sur *Juncus maritimus* des étangs et mares littoraux qui hébergent de plus une espèce voisine, *T. saundersi* (?) et les deux Mirides suivants. — *Tythus pygmaeus* se capture entre mi-juin et mi-octobre. Sa faible taille (2 mm) ne facilite pas sa découverte. — *Cyrtorhinus caricis* n'a été pris qu'une fois (région de Paimpont). *Notostira elongata*, *Stenodema calcaratum*... n'y sont pas rares.

NABIDAE. — *Anaptus major* est habituel de cette zone de même que *Dolichonabis limbatus* et *Limnabis lineatus*, au moins localement. Cette dernière n'est pas rare à la base de *Juncus maritimus* des marais littoraux, des anciennes salines.

SALDIDAE (?). — Plusieurs espèces sont les hôtes habituels de ces milieux humides, sur la végétation et plus souvent au niveau du sol : *Chartoscirta cincta*, *C. cocksi*, *Salda littoralis*, *Saldula saltatoria*...

ANTHOCORIDAE. — *Lyctocoris campestris*, *Orius laevigatus*, *O. majusculus*, *O. niger* pris avec les espèces précédentes ne sont guère caractéristiques ou exclusifs de ces biotopes.

De nombreux Hétéroptères AMPHIBIOCRISÉS peuvent habiter ces enclaves. *Gerris gibbifer* a été capturé à quelques reprises.

Parmi les Hétéroptères HYDROCRISÉS il convient

de signaler les CORIXIDAE suivants : *Callicorixa praeusta*, *Corixa punctata*, *Cymathia coleoptrata*, *Hesperocorixa castanea*, *H. linnei*, *H. moesta*, *H. sahlbergi*, *Sigara distincta*, *S. dorsalis*, *S. falleni*, *S. fossarium*, *S. lateralis*. Plusieurs ont été pris à nouveau, récemment aux pièges lumineux (EHANNO, 1979, sous presse).

IV. STRATE ARBUSTIVE.

Les végétaux arbustifs des landes hautes armoricaines sont principalement *Ulex europaeus* et *Sarothamnus scoparius*. *Juniperus communis*, très peu représenté et très localisé dans la région (des ABBAYES & Coll., 1971 : 45-46) est inclus dans les landes, en deux stations souvent prospectées : lande de Comper, à la limite d'un complexe forestier, landes du territoire de la station biologique de Paimpont (Ille-et-Vilaine). Dans d'autres régions cette strate peut être aussi représentée par *Erica scoparia* (Touraine...), par *Gemista purgans* (Massif central, les Pyrénées...).

Sur ces arbustes se succèdent plusieurs MIRIDAE, certains riches en individus, qu'il sera intéressant de situer dans le calendrier des cycles, en comparaison avec la phénologie des plantes hôtes. Pour être précis, un tel calendrier devrait s'établir pour chaque station, pour chaque espèce. La phénologie des végétaux n'est pas strictement superposable d'une localité à une autre. Il en est de même pour les plantes d'une même espèce, dans une station donnée. Ces différences s'inscrivent dans les limites notées dans la « Flore et Végétation du Massif armoricain » (des ABBAYES & Coll., 1971) tandis que des travaux récents et en cours (Groupe d'étude des landes armoricaines) établissent une telle phénologie dans des stations précises.

Le calendrier esquissé ci-après pour les espèces infodées à *Sarothamnus scoparius* est donc global. Le nombre des espèces de Mirides et autres Hétéroptères, la multiplicité des points d'étude et de prospection ne permettent pas de le dresser d'après les données propres à chaque localité. Il comprend

l'époque à partir de laquelle les stades larvaires sont identifiables sans risque majeur d'erreur, celle de la présence des adultes, des premières aux dernières observations, la période pendant laquelle ils sont les plus nombreux. Les individus tardivement observés sont le plus souvent des femelles, rarement des mâles. Leur nombre est peu élevé.

Des observations en Touraine, d'avril à novembre, en d'autres régions en juillet et pendant la première quinzaine d'août, sont prises en compte à titre comparatif. Les plantes hôtes peuvent être les mêmes mais les étapes de leur phénologie sont souvent décalées, notamment en altitude où elles sont retardées. Il peut s'agir d'autres végétaux à phénologie différente, en particulier des Papilionacées. Ces renseignements seront donnés sans entrer toutefois dans tous les détails des conditions d'observation

1. *Ulex europaeus*, *Sarothamnus scoparius*.

Heterocordylus parvulus a pour hôte principal *Ulex europaeus* et parfois *U. gallii*, mais est fortuit sur *Sarothamnus scoparius*. Je ne l'ai observé, en dehors du Massif armoricain que dans la Drôme (environs de Die, fin juillet) sur *Spartium junceum* avec *Heterocordylus tibialis*. *Pachylops bicolor*, préférentiel de l'Ajonc, fréquente assez régulièrement le Genêt-à-balais, surtout en début de saison. Les autres Mirides sont liés à ce dernier mais s'observent, en faible densité toutefois, sur l'Ajonc. Quelques espèces encore peu connues ou représentées seront aussi considérées.

— MIRIDAE bien représentés sur *Ulex europaeus*.

Heterocordylus parvulus. Les larves se reconnaissent dès le début juin et pendant environ deux semaines sur les Ajoncs en fleurs et les premiers adultes dès la première semaine de ce mois. Ils sont nombreux de mi-juin à mi-juillet. Quelques-uns se capturent à la fin de ce mois et parfois en août sur *Ulex gallii*, en fleurs, et sur *U. europaeus*, fané.

Pachylops bicolor. Les larves sont présentes de mi-juin à fin août au cours de trois périodes : 1) mi-

juin au début juillet; 2) après mi-juillet jusqu'aux premiers jours d'août; 3) de la dernière semaine de ce mois au début septembre. Les adultes sont rencontrés de fin juin à mi-novembre, époque à laquelle ils sont rares. Ceux de la seconde génération apparaissent dès la seconde semaine d'août et ceux d'une troisième à la fin de ce mois et pendant la première semaine de septembre. *Autres observations régionales* : Touraine (Forêt de Chinon, Razines : Bois Saint-Gilles), Auvergne (Vallée de Chaudefour, sur *Genista purgans*).

— MIRIDAE bien représentés sur *Sarothamnus scoparius*.

Les espèces suivantes s'observent successivement sur le Genêt-à-balais :

Heterocordylus tibialis. Larves : dès le début mai avec quelques immatures. Les adultes souvent abondants ont leur plus grande densité entre mi-mai et mi-juin. Quelques-uns se capturent encore à la fin du mois. En altitude, de 800 à 2 200 m, ils sont encore présents en juillet et au début août, et des larves en fin juillet (Halte du Mont-Canigou, Pyrénées orientales, 2 200 m). Dans les autres régions je l'ai observé sur les Papilionacées suivantes : *Genista scorpius* (Aveyron), *G. occidentalis* (Pyrénées-atlantiques), *G. anglica*, *G. pilosa* (Pyrénées-orientales) mais aussi sur *Sarothamnus scoparius* (Aveyron, Aude, Gard, Touraine, Auvergne).

Capsodes flavomarginatus. En début mai les larves aux stades IV et V coexistent avec les premiers adultes. La densité maxima de ces derniers se situe pendant la deuxième et la troisième semaine de ce mois. Par la suite, ils ne sont que très rarement capturés. *Autres observations régionales* : en altitude, de 800 à 1 600 m, comme précédemment (Alpes-de-Haute-Provence, Aude, Aveyron, Puy-de-Dôme, Pyrénées - orientales, Pyrénées - atlantiques, Hautes-Alpes); sur d'autres Papilionacées : *Genista cinerea* (Alpes-de-Haute-Provence, Hautes-Alpes), *G. sagittalis* (Aude), *G. hispanica* (Aveyron), *Medicago sativa* (Gard); sur *Sarothamnus scoparius* (Aveyron, Touraine).

Capsodes sulcatus. Les larves sont reconnaissables un peu avant mi-mai. Il s'en capture encore en tout début juin et les adultes, eux, de la troisième semaine de mai à fin juillet, avec une densité maxima en juin. L'espèce, non exclusive des Papilionacées vit aussi sur : *Urtica dioica*, *Raphanus maritimus*, *Euphorbia* spp., *Galium* spp., *Chrysanthemum leucanthemum*, *Achillea millefolium*. Je ne la connais pas en dehors du Massif armoricain bien qu'elle soit citée de quelques autres régions.

Asciodema obsoletum. Larves : fin mai et début juin; adultes : de cette époque à la fin juillet, surtout en nombre, parfois élevé, de mi-juin à mi-juillet. L'espèce a été obtenue par des piégeages lumineux en landes de Paimpont et de Trédion-Kerfly, mais en fort petit nombre. *Autres observations régionales* : Auvergne, sur *Sarothamnus scoparius*.

Orthotylus adenocarpus. Larves : première quinzaine de juin (mi-juin : des stades IV et V); adultes : de la première semaine de ce mois à la fin juillet avec la densité maxima entre mi-juin et mi-juillet. Je n'ai pas observé cette espèce en nombre. *Autres observations régionales* : en altitude, sur *Sarothamnus scoparius*, de 1 000 à 1 200 m, dans l'Aude, les Pyrénées atlantiques et en Auvergne.

Orthotylus virescens. Espèce souvent très abondante dont les larves se reconnaissent pendant la dernière semaine de mai et les premiers jours de juin. Les adultes s'observent pendant une période plus longue que les autres espèces : du début juin au début septembre, mais dès la dernière semaine d'août ce sont des femelles qui sont surtout rencontrées (2 l'ont encore été à mi-septembre). La densité maxima se situe en juillet et pendant la première quinzaine d'août. *Autres observations régionales* : en altitude, de 800 à 1 200 m (Alpes-de-Haute-Provence, Isère, Puy-de-Dôme); sur d'autres Papilionacées : *Genista cinerea* (Hautes-Alpes, Alpes-de-Haute-Provence), *Genista scorpius* (Aveyron, Pyrénées-orientales; Espagne : Sierra de la Esquella), *Genista purgans* (Puy-de-Dôme, Espagne : même localité); sur *Sarothamnus scoparius* (Dordogne, Touraine, Pyrénées-atlantiques, Pyrénées-orientales, Sarthe); sur *Erica arborea* (Pyrénées-orientales).

Orthotylus concolor. Larves : de mi-juin à la fin du mois; adultes : de cette date à mi-septembre avec une densité maxima de mi-juillet à mi-août. Quelques individus ont été collectés par des pièges lumineux en lande de Paimpont. *Autres observations régionales* : Touraine, Puy-de-Dôme, Isère, Pyrénées-orientales, sur *Sarothamnus scoparius*.

— MIRIDAE mal connus ou peu représentés.

Les trois espèces suivantes n'ont été que peu souvent observées dans le Massif armoricain :

Deraeocoris cordiger : quelques exemplaires dans les collections HERVÉ, POISSON-BRASIL & POISSON, provenant de la région de Morlaix (Finistère). Je ne l'ai pas capturé dans la région mais en Touraine et ailleurs sur *Sarothamnus scoparius*, et sur *Genista cinerea* (Puy-de-Dôme, Pyrénées-orientales, Alpes-de-Haute-Provence, Aveyron) (EHANNO, 1977 : 119, 125).

Phytocoris austriacus. De description récente, l'espèce peut se confondre avec *P. varipes* et avec *P. jordanii*. Les données acquises sont fragmentaires : quelques captures sur le Genêt-à-balais et sur l'Ajonc, plusieurs prises aux pièges lumineux dans des landes de Paimpont et de Trédion-Kerfly. *Autres observations régionales* : Touraine, Vendée, Lozère : quelques récoltes sur *Sarothamnus scoparius*.

Miris striatus. Ce Miride élégant n'a fait l'objet que de quelques observations sur le Genêt-à-balais, aux environs de Rennes. Il est présent dans la collection HERVÉ (environs de Morlaix). *Par ailleurs*, je l'ai capturé dans l'Aude (Col de Jau) sur *Salix aurita*, *Betula* sp., dans les Pyrénées-atlantiques (Cirque de Lescun, 1 300 m) sur *Sissymbrium austriacum*.

Orthotylus beieri. Quelques captures en landes de Paimpont y compris par le piège lumineux et dans une lande près de Vannes (Meucon, Morbihan). *Autres observations régionales* : en altitude, de 800 à 2 200 m (Alpes-de-Haute-Provence, Puy-de-Dôme, Pyrénées-orientales); sur d'autres Papilionacées : *Genista cinerea* (Alpes-de-Haute-Provence, Hautes-

Alpes), *G. purgans* (Puy-de-Dôme, Pyrénées-orientales); sur *Sarothamnus scoparius* (Touraine, Puy-de-Dôme, Pyrénées-orientales).

— *Autres espèces observées.*

Les Hétéroptères des autres strates peuvent se trouver, au cours de leurs déplacements sur ces arbustes. Il convient d'ajouter :

MIRIDAE : les espèces suivantes à *preferenda* étenues fréquentent plus ou moins fortuitement ces arbustes : *Deraeocoris ruber*, *Phytocoris ulmi*, *Calocoris fulvomaculatus*, *Hadrodemus M-flavum*, *Lygus pratensis*, *L. rugulipennis*, *L. gemellatus*, *L. martimus*, *Halticus luteicollis*, *Heterotoma meriopterum*, *Plagiognathus arborum...*

NABIDAE : *Anaptus major*, *Aptus mirmicoïdes*, *Himacerus apterus* et, moins souvent : *Nabis fersu*, *N. pseudoferus*, *N. rugosus...*

ANTHOCORIDAE : une espèce est liée à *Sarothamnus scoparius* : *Anthocoris sarothamni*; quelques autres, habituelles des végétaux de plusieurs strates s'observent couramment sur ces arbustes : *Anthocoris nemorum*, *Orius laevigatus*, *O. niger*; *Anthocoris nemoralis*, *Orius minutus*, *Cardiastethus fasciiventris* y sont moins régulièrement reconnues.

PENTATOMIDAE : une espèce, *Piezodorus lituratus*, est particulièrement attachée à *Sarothamnus scoparius* et à *Ulex europaeus*. Les adultes, dont on sait les variations de couleur (forme *lituratus*, forme *alliaecus* et termes de passage) se rencontrent toute l'année et les larves du début juillet au début août. *Neotiglossa pusilla*, *Picromerus bidens* ne sont pas rares sur ces végétaux...

2. *Juniperus communis*.

A l'intérêt de la présence en landes de cet arbuste s'ajoute l'intérêt biogéographique de son cortège d'Hétéroptères qui comprend aussi des espèces de la strate arborescente des résineux. Ce Génévrier, très commun notamment sur les coteaux calcaires turonien de Touraine, et d'autres (*Juniperus phoe-*

nicea de la région méditerranéenne, *J. thurifera* des Préalpes du Dauphiné, *J. sabina* et *J. nana* des hautes montagnes), hébergent de nombreuses espèces d'Hétéroptères, certaines encore peu ou mal connues. Ce cortège est fortement réduit dans le Massif armoricain et ne comprend, en l'état actuel des connaissances que les espèces suivantes :

MIRIDAE : *Phytocoris pini* capturé en juillet et en septembre dans les stations citées plus haut, pris aussi au piège lumineux (8 individus, station biologique de Paimpont).

ACANTHOSOMATIDAE : *Cyphostethus tristriatus*, sans être très abondant, est assez commun sur les Génévriers de cette station.

COREIDAE : *Gonocerus juniperi* a été quelques fois capturé dans les mêmes conditions.

Ces espèces sont plus communes en Touraine où se rencontrent de plus : *Phytocoris juniperi*, *Dichroscytus vallesianus*, *Orthotylus cupressi* (MIRIDAE), *Pitecia juniperina*, *Picromerus nigridens* et *Holcogaster n. sp. ? propre fibulata* (PENTATOMIDAE) mais où n'ont pas été observées les espèces ci-après, plus méditerranéennes ou plus montagnardes : *Phytocoris parvulus*, *Dichroscytus intermedius*, *D. nanus* (en altitude), *Dichroscytus sp.* (sur *Juniperus thurifera*, en strate arborescente), *Orthops rufinervis*, *Orthotylus cupressi*, *O. obscurus* (MIRIDAE), *Holcogaster fibulata* (PENTATOMIDAE).

Quelques autres Hétéroptères s'observent encore sur les Génévriers : *Brachysteles parvicornis*, *Cardiastethus fasciiventris* (ANTHOCORIDAE), *Aptus mirmicoïdes*, *Himacerus apterus*, *Nabis ericetorum* (hivernant), *Nabis fersu*, *N. pseudoferus*, *N. punctatus*, *N. rugosus* et quelques Mirides hivernant : *Lygus rugulipennis*, *L. pratensis...* ou plus fortuits comme *Phytocoris ulmi*, *Globiceps fulvicollis-cruciatus*, *G. flavomaculatus...*

V. STRATE ARBORESCENTE.

La présence d'une strate arborescente en lande est soumise aux conditions locales. Les landes des

Monts-d'Arrée, les landes du littoral en général, en sont dépourvues du fait du climat. Ces conditions peuvent être humaines : déboisement avec passage à la lande, reboisement comme dans la région de Lanvaux. Cette strate se compose alors de résineux. La lande est parfois intégrée dans une mosaïque de paysages où feuillus et résineux coexistent (Paimpont, Trédion-Kerfily). La présence de feuillus est parfois plus localisée (Fréhel). Il en résulte une diversité dans les cortèges d'Hétéroptères, traduite notamment dans les relevés de récents piégeages lumineux.

1. Strate arborescente : essences résineuses.

Les Conifères ayant livré des MIRIDAE et d'autres Hétéroptères dans le Massif armoricain sont *Pinus sylvestris*, surtout, *P. pinaster*, *Abies alba* et *Picea excelsa*. Aucune espèce n'a été observée sur *Larix decidua*, planté, qui en héberge en montagne de même que d'autres résineux comme *Pinus montana*, *P. cembra*, *P. laricio-austriaca*, en diverses régions. C'est aussi le cas de *Chamaecyparis lawsoniana*, d'*Abies pinsapo* des parcs (Observations en Touraine, parc de la Station de Richelieu) (DUPUIS, 1965, 1972, 1976; EHANNO, inédit).

De même que dans le cas des Génévriers, le cortège des Hétéroptères et notamment des Mirides paraît fortement appauvri dans la région. Les MIRIDAE observés sont : 3 espèces bien représentées, souvent récoltées, 3 espèces plus modestement, 4 espèces connues par seulement quelques captures, 2 espèces révélées par piégeage à succion, susceptibles d'être présentes en lande.

Espèces à représentation importante.

Plesiodema pinetellum. Larves : fin mai à début juin; adultes pendant tout ce mois, souvent nombreux sur les arbres riches en inflorescences mâles et plus fréquents sur *P. sylvestris* que sur les autres Conifères. *Autres observations régionales* : Touraine (dans les mêmes conditions); en altitude, de 1 100 à 2 200 m (Aude, Pyrénées-orientales : Halte du Canigou, sur *Pinus montana*, en juillet; Aveyron, sur *P. sylvestris*, mi-juillet).

Sthenarus modestus. Larves comme pour l'espèce précédente; adultes : pendant juin, jusqu'à mi-juillet, plus nombreux pendant les trois premières semaines de juin. L'espèce a été prise dans des pièges à succion en zone bocagère (Réguigny, Morbihan). *Autres observations régionales* : Touraine (aux mêmes époques; quelques captures sur *Juniperus communis* et fortuitement sur *Corylus avellana*); Drôme, sur *P. sylvestris*, en nombre, à la fin juillet.

Psallus obscurellus. Les adultes sont parfois nombreux sur le Pin sylvestre pendant la seconde quinzaine de juin; quelques-uns se capturent encore en début septembre. L'espèce est capturée par des pièges colorés (*arboretum* de l'I.N.R.A., Rennes, riche en Conifères) et des pièges lumineux, en lande de Trédion-Kerfily. *Autres observations régionales* : Touraine (également en nombre aux mêmes époques); Aveyron, Dordogne, Drôme, Alpes-de-Haute-Provence (de même, en juillet sur *P. sylvestris*); Hautes-Alpes: quelques captures en altitude, en début septembre, sur *P. sylvestris* et sur *P. laricio-austriaca*.

Espèces à représentation modeste.

Atractotomus magnicornis. Quelques observations de la fin mai au début septembre, dans plusieurs localités d'Ille-et-Vilaine. *Autres observations régionales* : Touraine (plusieurs captures sur *Abies pinsapo* en juillet et en août); Puy-de-Dôme (sur *Picea excelsa*, à 1 200 m en fin juillet); Drôme (sur *Pinus sylvestris*, fin juillet); Pyrénées-atlantiques (sur *Pinus montana*, en début août, quelques captures sur *Juniperus communis*).

Orthops rubricatus. Quelques larves et adultes récoltés dans la région de Paimpont (Comper) en bordure de lande, à la fin juillet et en début septembre. *Autres observations régionales* : Touraine : l'espèce est bien représentée sur *Abies pinsapo*. La présence de larves à mi-juin, d'adultes immatures en début juillet et à nouveau de larves pendant la dernière semaine d'août puis de nombreux adultes indique deux générations possibles. *Autres observations régionales* : Puy-de-Dôme, 1 200 m et Drôme (Vercors), 1 150 m, sur *Picea excelsa*, fin juillet.

Camptozygum aequale. Peu de captures : Finistère (environs de Morlaix sur *Pinus sp.*, par HERVÉ), Ille-et-Vilaine : région de Paimpont (Comper), fin juin, sur *P. sylvestris*. *Autres observations régionales*, toutes sur ce Pin : Touraine (quelques captures pendant la seconde quinzaine d'août); Drôme (nombreuses larves et adultes, à la fin juillet, de 800 à 900 m); Alpes-de-Haute-Provence (plusieurs adultes, pendant la troisième semaine de juillet, vers 1 200 m).

Espèces peu observées.

Dichroscytus rufipennis. Quelques individus récoltés en Ille-et-Vilaine (Landes de Saint-Thurial, de Paimpont-Comper) et dans le Morbihan (landes de Lanvaux-Guer) en juin. *Autres observations régionales*, sur *Pinus sylvestris* également : Drôme (nombreuses captures, à 800 m, fin juillet); Alpes-de-Haute-Provence (quelques individus, vers 1 200 m, mi-juillet).

Phytocoris pini (*). Quelques captures dans la région de Paimpont-Comper et station biologique, sur *Pinus sylvestris*, notamment par piégeage lumineux; une capture sur *Juniperus communis*. *Autres observations régionales* : Touraine (dernière semaine d'août à mi-septembre sur ce Pin et parfois sur le Génévrier); en altitude, de 800 à 1 500 m, sur *P. sylvestris*, plus rarement sur *J. communis* (Aveyron, Drôme, Lot, Lozère, Pyrénées-atlantiques, Alpes-de-Haute-Provence, en juillet et début août), sur le Pin noir d'Autriche (Hautes-Alpes, début septembre).

Alloeotomus gothicus. Un petit nombre de captures dans la région de Paimpont, Comper et dans le territoire de la station biologique sur *Pinus sylvestris* et *P. pinaster*, auxquelles il faut ajouter quelques prises au piège lumineux dans cette dernière et dans l'arboretum de l'I.N.R.A., Rennes. Les observations s'échelonnent du début août à mi-septembre. *Autres observations régionales* (EHANNO, 1977 : 123) : Touraine (fin mai à fin août, quelques récoltes); en altitude, de 800 à 1 400 m, sur *Pinus sylvestris* (Drôme, Alpes de Haute-Provence, en juillet; Hautes-Alpes en début septembre, également sur le Pin noir d'Autriche).

Atractotomus parvulus. Rares captures sur des Pins sylvestres de la station biologique de Paimpont. *Autres observations régionales* : Touraine (quelques individus pris sur ce Pin, en fin juillet et en fin août); en altitude (Pyrénées-atlantiques, vers 1 200 m, sur *Abies alba*; Drôme (sur *Pinus sylvestris*, fin juillet).

Espèces révélées par des piégeages.

Les deux espèces suivantes ont été récoltées dans le Massif armoricain uniquement par des pièges à succion en zone bocagère ouverte ou non. La présence de Pin non loin des stations est connue.

Plagiognathus vitellinus (*). Un mâle, début juillet à Réguigny (Morbihan). *Autres observations régionales* : Puy-de-Dôme, vers 1 200 m sur *Picea excelsa*, fin juillet.

Sthenarus dissimilis (*). Un mâle, fin juin, à Creadin (Morbihan). *Autre observation régionale* : Touraine : nombreuses captures sur *Abies pinsapo*, entre mi juin et début août (Parc de la Station de Richelieu).

Autres MIRIDAE des Conifères.

Les *Miridae* liés aux Conifères ne se limitent pas à ces espèces. Celles connues de Touraine sont susceptibles de se trouver dans le Massif armoricain, celles observées en d'autres régions, notamment en altitude ne le sont vraisemblablement pas. Ce sont les suivantes, citées d'après des observations personnelles qui complètent les données des auteurs.

Espèces observées en Touraine (et en d'autres régions) : *Alloeotomus germanicus* (EHANNO, 1977 : 123), *Phytocoris juniperi* (parfois sur *Pinus sylvestris* mais le plus souvent sur *Juniperus communis*), *Globiceps sphegiformis*, *Pilophorus cinnamopteris*.

Espèces observées en altitude : *Deraeocoris annulipes*, sur *Larix decidua* (connue des Alpes de Haute-Provence : RAMADE, 1963, observée récemment dans les Hautes-Alpes : Ailefroide, vers 1 500 m; les larves des stades III à V s'observent pendant la seconde semaine de juillet, puis les adultes); *Dichroscytus vallesianus* (sur *Pinus sylvestris* et *Juniperus communis*); *Orthops montanus* (vit aussi, parfois en nom-

bre, sur des Polygonacées comme *Rumex alpinus*, *Polygonum alpinum*...); *Orthotylus obscurus* (également sur le Génévrier); *Cremnocephalus alboineatus*, *C. alpestris* (*) (cette dernière est nouvelle pour la France : Hautes-Alpes, entre le Col de Gaspardon et la Combe de Mai, vers 1500 m, sur le Pin noir d'Autriche : 5 septembre 1978; Drôme : près du col de La Portette dans le Vercors, vers 1100 m, sur *Picea abies* : 25 juillet 1978); *Psallus mollis* sur *Pinus montana*, *P. pinicola* sur *Picea abies*; *Dichroscytus* sp. sur *Juniperus phoenicea* : Hautes-Alpes, près de Saint-Crépin. Ces listes soulignent l'appauvrissement d'un tel cortège en Bretagne, en particulier dans les landes à strate arborescente de résineux.

Quelques autres Mirides s'observent çà et là sur ces arbres : espèces hivernant à l'état adulte comme *Lygus rugulipennis*, *L. pratensis*, *Stenodema calcaratum*, *Orthops campestris*... plus ou moins fortuites comme *Globiceps fulvicollis-cruciatus*, *G. flavomaculatus*, *Phytocoris ulmi*, *Lygocoris pabulinus*...

Autres Hétéroptères des Conifères.

Un grand nombre d'autres Hétéroptères fréquente divers Conifères (REUTER, 1909). Les quelques espèces suivantes se rencontrent régulièrement ou ont été observées sur les essences armoricaines :

ANTHOCORIDAE : *Acomporis alpinus*, *A. pygmaeus*, *Anthocoris confusus*, *Cardiastethus fasciiventris*, *Elatophilus nigricornis* (en plus, en Touraine : *Tennostethus gracilicornis*...); MICROPHYSIDAE : *Loricula elegantula*, par pièges à succin et pièges colorés; NABIDAE : *Aptus mirmicoides*, *Himacerus apterus* et, moins souvent : *Nabis pseudoferus*, *N. punctatus*, *N. rugosus*... ACANTHOSOMATIDAE : *Cyphostethus tristriatus* çà et là mais en général sur *Juniperus communis*; PENTATOMIDAE : parfois *Picromerus bidens* (en Touraine : *Pitidia juniperina*, *P. pinicola*, *Picromerus nigridens* et *Holcogaster n. sp.* ?, propre *fibulata*...).

2. Strate arborescente : « feuillus ».

Les Hétéroptères liés aux feuillus sont très nombreux. Les espèces appartiennent à diverses familles,

les MIRIDAE étant particulièrement bien représentés. Mais ces feuillus font davantage partie d'autres biocénoses parmi lesquelles le bocage tient une place privilégiée par l'importance des MIRIDAE qu'ils hébergent (EHANNO, 1965, 1974, 1976). Ils ne peuvent être considérés ici d'une manière exhaustive mais il convient d'indiquer ceux observés à Fréhel et ceux révélés par des piégeages lumineux à Paimpont et à Trédion-Kerfily.

Exemple de Fréhel : la strate arborescente se compose de *Salix atrocinerea* sur lequel ont été observés ou capturés au piège lumineux :

MIRIDAE : deux espèces inféodées aux Saules : *Orthotylus marginalis* et *Blepharidopterus angulatus* et une autre vivant également sur le Noisetier : *Compsidolon salicellum*;

ACANTHOSOMATIDAE : *Elasmostethus interstinctus* qui fréquente aussi les Bouleaux.

Exemple de Paimpont (Station biologique) et de Trédion-Kerfily :

MIRIDAE : des espèces liées aux Chênes (*Quercus pedunculata*, *Q. sessiliflora*) : *Deraeocoris lutescens* (EHANNO, 1965, 1977), *Phytocoris tillae*, *P. longipennis*, *Orthotylus nassatus*, *O. prasinus* (EHANNO, 1965), au Noisetier et aux Saules parfois : *Pseudoloxops coccineus*, *Compsidolon salicellum*, une autre inféodée aux Bouleaux, capturée sur ces arbres et prise au piège lumineux : *Psallus falleni* (*), d'autres connues de diverses essences feuillues : *Campyloneura virgula*, *Phytocoris ulmi*, *Orthops cervinus*.

ACANTHOSOMATIDAE : *Elasmostethus interstinctus*.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La diversité faunistique (166 espèces citées, dont 134 caractéristiques ou habituelles représentant 16 familles; tableau IV) est en rapport avec le nombre et la densité des plantes hôtes des diverses strates. Les espèces citées fréquentent pour leur plus grande

TABLEAU IV : LISTE DES METEORPTERES CITES ACCOMPAGNEE DE LEUR APPARTENANCE AUX DIFFERENTES STRATES ET DE LEURS PLANTES HOTES

LÉGENDES : 1 : STRATE HERBACÉE INFÉRIEURE, HYPOGÉE SUPÉRIEURE, LITIÈRE - 2 - STRATE HERBACÉE, GRAMINÉES - 3 : STRATE HERBACÉE : ERICACÉES - 4 : STRATE HERBACÉE : DIVERS - 5 : ENCLAVES DULCAQUICOLES, BORDURE ET RIVAGES DES COLLECTIONS D'EAU - 6 : BIOTOPES AQUATIQUES ; SURFACE - 7 : BIOTOPES AQUATIQUES ; PLEINE-EAU - 8 : STRATE ARBUSTIVE : ILEX EUROPAEAE - 9 : STRATE ARBUSTIVE : SARTORIANUS SCOPARIUS - 10 STRATE ARBUSTIVE : JUNIPERUS COMMUNIS - 11 : STRATE ARBORESCENTE : ESSENCES RÉSINEUSES - 12 : STRATE ARBORESCENTE : ESSENCES FEUILLEES.

OBSERVATIONS : C : ESPÈCE CARACTÉRISTIQUE OU HABITUELLE DES PLANTES HOTES OU DES STRATES INDICÉES - A : ESPÈCE NOUVELLE POUR LE MASSIF ARMORICAIN - F : ESPÈCE NOUVELLE POUR LA FRANCE - N : ESPÈCE NON ARMORICAINE - M : ESPÈCE CONNUE EN ALTITUDE -

FAMILLES ET ESPÈCES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	OBSERVATIONS
CYDNIIDAE													
<u>LEGODIUS FUMIGATUS</u> COSTA	+												C
SCOTELLERIDAE													
<u>EURYGASTER HALRA</u> (LINNE) 1758			+										C
<u>EURYGASTER TESTUDINARIA</u> (GEOFFROY) 1785			+										C
<u>EURYGASTER AUSTRIACA</u> (SCHRANK) 1778			+										C A
PENTATOMIDAE													
<u>SCIODORIS CURSIANS</u> (FABRICIUS) 1794			+										C
<u>ALIA ACUMINATA</u> (LINNE) 1758			+										C
<u>NEOTTIGLOSSA PUSILLA</u> (OHLEIN) 1789			+										C
<u>NEOTTIGLOSSA LEPORINA</u> (HERRICH-SCHAEFFER) 1830			+										C
<u>PIEZODORUS LITURATUS</u> (FABRICIUS) 1794				+				+	+				C
<u>PITEDIA JUNIPERINA</u> (LINNE) 1758										+			N
<u>PITEDIA PINICOLA</u> (MULSANT & REY) 1852										+			C N
<u>PICROMERUS BIDENS</u> (LINNE) 1758								+	+				C
<u>PICROMERUS NIGRIDENS</u> (FABRICIUS) 1803									+				C N
<u>HOLCOGASTER FIBULATA</u> (GERMAR) 1831									+	+			C N
<u>ZICRONA CAERULEA</u> (LINNE) 1758		+	+										C
ACANTHOSOMATIDAE													
<u>CYPHOSTETHUS TRISTRIATUS</u> (FABRICIUS) 1787									+				C
<u>ELASMOTETHUS INTERSTICTUS</u> (LINNE) 1758												+	C
COBEIDAE													
<u>GONOCERUS JUNIPERI</u> HERRICH-SCHAEFFER 1839									+				C

TABLEAU IV (2)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	OBSERVATIONS
ALYDIDAE													
<u>ALYDUS CALCARATUS</u> (LINNE) 1758		+											C
RHOPALIDAE													
<u>MYRMUS MIRIFORMIS</u> (FALLEN) 1807		+											C
SALIDAE													
<u>CHAROSCIRTA CINCTA</u> (HERRICH-SCHAEFFER) 1841					+								C A
<u>CHAROSCIRTA COCKSI</u> (CURTIS) 1835					+								C A
<u>SALDA LITTORALIS</u> (LINNE) 1758					+								C A
<u>SALDULA SALTATORIA</u> (LINNE) 1758					+								C A
TINGIDAE													
<u>DICTYONOTA STRICHOCERA</u> FIEBER 1844		+											A
<u>DEREPHYSIA FOLIACEA</u> (FALLEN) 1807		+											A
<u>ACALYPTA PARVULA</u> (FALLEN) 1807		+											A
REDIVIDAE													
<u>CORANUS SUBAPTERUS</u> (DE GEER) 1773		+											A
NABIDAE													
<u>HIMACERUS APTERUS</u> (FABRICIUS) 1789									+	+	+	+	C
<u>APTUS HYRMICOIDES</u> (COSTA) 1834			+						+	+	+		C
<u>ANAPTUS MAJOR</u> (COSTA) 1840		+			+								C
<u>STALIA BOOPS</u> (SCHIODTTE) 1870		+											C
<u>NABICOLA FLAVOMARGINATA</u> (SCHOLTZ) 1846		+											C A
<u>DOLICHONABIS LIMBATUS</u> (DAHLBOHM) 1850					+								C
<u>LIMNOMABIS LINEATUS</u> (DAHLBOHM) 1850					+								C A
<u>NABIS FERUS</u> (LINNE) 1758		+	+							+			C
<u>NABIS PSEUDOPFERUS</u> REMANE 1949			+	+						+			C
<u>NABIS PUNCTATUS</u> COSTA 1843			+	+						+			C
<u>NABIS RUGOSUS</u> (LINNE) 1758			+	+						+			C
<u>NABIS ERICETORUM</u> SCHOLTZ 1846				+						+			C
MICROPHYSIDAE													
<u>LORICULA ELEGANTULA</u> (BARENSPRONG) 1858											+		
ANTHRODIDAE													
<u>ELATOPHILUS NIGRICORNIS</u> (ZETTERSTEDT) 1838											+		C A
<u>ANTHRODORIS MEMORUM</u> (LINNE) 1761				+						+			
<u>ANTHRODORIS MEMORIALIS</u> (FABRICIUS) 1794										+			
<u>ANTHRODORIS SAROTHAMNI</u> DOUGLAS & SCOTT 1865										+			C
<u>ORIUS LAEVIGATUS</u> (FIEBER) 1860				+	+					+			C

TABLEAU IV (3)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	OBSERVATIONS
<u>ORILS NINOTUS</u> (LINNE) 1758			+	+					+				C
<u>ORILS NIGER</u> (WOLFF) 1811			+	+					+				C
<u>ORILS MAJUSCULUS</u> (REUTER) 1879													C
<u>LYCTOCORIS CAMPESTRIS</u> (FIEBER) 1794	+			+									C
<u>XYLOCORIS GALACTINUS</u> (FIEBER) 1826	+												C A
<u>CARDIASTETHUS FASCIIVENTRIS</u> (GARBIGLIETTI) 1869	+								+	+			C
<u>BRACHYSTETHUS PARVICORNIS</u> (COSTA) 1843													
<u>ACOMPOCORIS ALPINUS</u> REUTER 1875											+		C
<u>ACOMPOCORIS PYGMAEUS</u> (FALLEN) 1807											+		C
<u>TEMNOSTETHUS GRACILIS</u> HORVATH 1907											+		A
MIRIDAE													
<u>MONALOCORIS FILICIS</u> (LINNE) 1758				+									C
<u>BRYOCORIS PTERIDIS</u> (FALLEN) 1807				+									C
<u>DERAECORIS CORDIGER</u> (HANN) 1834									+				C
<u>DERAECORIS MUNIO</u> (BOHEMAN) 1852	+		+										C
<u>DERAECORIS ANNULIPES</u> (HERRICH-SCHAEFFER) 1842											+		C N M
<u>DERAECORIS RUBER</u> (LINNE) 1758									+				C
<u>DERAECORIS LUTESCENS</u> (SCHILLING) 1836											+		C
<u>ALLOEOTOMUS GERMANICUS</u> WAGNER 1939											+		C N
<u>ALLOEOTOMUS GOTHICUS</u> (FALLEN) 1807											+		C
<u>DICYPHUS PALLIDICORNIS</u> (FIEBER) 1861				+									C
<u>DICYPHUS EPILOBII</u> REUTER 1883			+										
<u>CAMPYLONEURA VIRGULA</u> (HERRICH-SCHAEFFER) 1835											+		C
<u>MYRMECORIS GRACILIS</u> (SAHLBERG) 1848	+	+	+										C
<u>PITHANUS MAERKELL</u> (HERRICH-SCHAEFFER) 1839				+									C
<u>LEPTOPTERNA FERRUGATA</u> (FALLEN) 1807			+										C
<u>LEPTOPTERNA DOBRATA</u> (LINNE) 1758			+										C
<u>TERATOCORIS SAUNDERSI</u> DOUGLAS & SCOTT 1869					+								C F
<u>TERATOCORIS ANTENNATUS</u> (BOHEMAN) 1852					+								C
<u>STENODEMA CALCANATUM</u> (FALLEN) 1807	+	+		+							+		C
<u>STENODEMA LAEVIATUM</u> (LINNE) 1758	+	+									+		C
<u>NOTOSTIRA ELONGATA</u> (GEOFFROY) 1785	+	+		+									C
<u>NOTOSTIRA ERRATICA</u> (LINNE) 1758	+	+											C
<u>TRIGONOTYLUS RUFIGORNIS</u> (GEOFFROY) 1785	+	+											C
<u>TRIGONOTYLUS COELESTIALIUM</u> (KIRKALOV) 1802	+	+											C F
<u>PHYTOCORIS PARVULUS</u> REUTER 1860										+			C N
<u>PHYTOCORIS TILLIAE</u> (FABRICIUS) 1776											+		C
<u>PHYTOCORIS LONGIPENNIS</u> FLOR 1860											+		C
<u>PHYTOCORIS PINI</u> KIRSCHBAUM 1855											+		C
<u>PHYTOCORIS JUNIPERI</u> FREY-LESSNER 1865										+			C N
<u>PHYTOCORIS ULMI</u> (LINNE) 1758										+		+	C
<u>PHYTOCORIS ALSTRIACUS</u> WAGNER 1954			+							+			C

TABLEAU IV (4)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	OBSERVATIONS
<u>PHYTOCORIS JORDANI</u> WAGNER 1954			+										C
<u>PHYTOCORIS VARIPES</u> BOEHMAN 1852		+	+						+				C
<u>CALOCORIS FULVOMACILLATUS</u> (DE GEER) 1773									+				
<u>HADRODENDUS M-FLAVUM</u> (GOEZE) 1778									+				
<u>MIRIS STRIATUS</u> (LINNE) 1758									+				
<u>DICHRORSCTUS RUFIPENNIS</u> (FALLEN) 1807										+			C
<u>DICHRORSCTUS INTERMIDIS</u> REUTER 1805										+			C N M
<u>DICHRORSCTUS VALLESIANUS</u> FIEBER 1861										+	+		C N M
<u>DICHRORSCTUS NANAE</u> WAGNER 1957										+			N M
<u>LYGOCORIS PABLINUS</u> (LINNE) 1761										+			
<u>LYGUS RUGULIPENNIS</u> (POPPUS) 1811	+	+								+	+		
<u>LYGUS PRATENSIS</u> (LINNE) 1758	+									+	+		
<u>LYGUS GEMELLATUS</u> (HERRICH-SCHAEFFER) 1835		+								+	+		
<u>LYGUS MARITIMUS</u> WAGNER 1949	+												
<u>ORTHOPUS CAMPESTRIS</u> (LINNE) 1758										+	+		
<u>ORTHOPUS RUBRICATUS</u> (FALLEN) 1807											+		C
<u>ORTHOPUS RUFINERVIS</u> (REUTER) 1879										+			N
<u>ORTHOPUS CERVINUS</u> (HERRICH-SCHAEFFER) 1842												+	C
<u>ORTHOPUS VISCICOLA</u> (PUTON) 1888											+		
<u>ORTHOPUS MONTANUS</u> (SCHILLING) 1836											+		C N M
<u>CAMPOTYZOGM AEGUALE</u> (VILLARS) 1789											+		C
<u>CAPSODES PLAVOMARGINATUS</u> (DONOVAN) 1798									+				C
<u>CAPSODES SULCATUS</u> (FIEBER) 1861									+				C
<u>CAPSODES CINGULATUS</u> (FABRICIUS) 1787				+									C N
<u>CAPSODES LINEOLATUS</u> (BRULLE) 1832				+									C
<u>HALTICUS LUTEICOLLIS</u> (PANZER) 1806									+				
<u>STRONGYLOCORIS LIRIDUS</u> (FALLEN) 1807				+						+			C
<u>METEROCCORDYLUS PARVULUS</u> REUTER 1881								+					C
<u>METEROCCORDYLUS TIBIALIS</u> (MAHN) 1831									+				C
<u>METEROCCORDYLUS MERIOPTERUM</u> (SCOPOLI) 1763									+				
<u>PSEUDOCORDYLUS COCCINEUS</u> (MEYER-DUER) 1843											+		C
<u>PACHYLOPS BICOLOR</u> (DOUGLAS & SCOTT) 1877								+					C
<u>ORTHOTYLUS OBSOLETUS</u> REUTER 1875										+	+		C N M
<u>ORTHOTYLUS CUPRESSI</u> REUTER 1883										+			C N
<u>ORTHOTYLUS MARGINALIS</u> REUTER 1884												+	C
<u>ORTHOTYLUS NASSATUS</u> (FABRICIUS) 1787												+	C
<u>ORTHOTYLUS PRASINUS</u> (FALLEN) 1829												+	C
<u>ORTHOTYLUS VIRESCENS</u> (DOUGLAS & SCOTT) 1865									+				C
<u>ORTHOTYLUS CONCOLOR</u> (KIRSCHBAUM) 1856									+				C
<u>ORTHOTYLUS ADEPHOCARPUS</u> (PERRIS) 1857									+				C
<u>ORTHOTYLUS BEIERI</u> WAGNER 1942									+				C
<u>ORTHOTYLUS ERICETORUM</u> (FALLEN) 1807			+										C
<u>CYRTORRHINUS CARICIS</u> (FALLEN) 1807					+								C

TABLEAU IV (5)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	OBSERVATIONS
<u>GLOBICEPS FULVICOLLIS CRUCIATUS</u> REUTER 1879										+			
<u>GLOBICEPS FLAVOMACULATUS</u> (FABRICIUS) 1794										+			
<u>GLOBICEPS SPHEGIFORMIS</u> (ROSSI) 1790											+		C N
<u>BLEPHARIDOPTERUS ANGLIATUS</u> (FALLEN) 1807												+	
<u>PLEOPHORUS CINNAMOPTERUS</u> (KIRSCHBAUM) 1856										+			C N
<u>CREMNOCEPHALUS A. BOLINEATUS</u> REUTER 1875										-			C N M
<u>CREMNOCEPHALUS ALPESTRIS</u> WAGNER 1941										+			C N M
<u>HALLODAPUS RUFESCENS</u> (BURMEISTER) 1836	+	+	+										
<u>PLAGIOGNATHUS VITELLINUS</u> (SCHOLTZ) 1846										+			C A
<u>PLAGIOGNATHUS ARBUSTORUM</u> (FABRICIUS) 1794									+				
<u>STHENARUS MODESTUS</u> (MEYER-DUKE) 1843										+			C
<u>STHENARUS DISSIMILIS</u> REUTER 1878										+			C A
<u>TRACTOTOMUS PARVUS</u> REUTER 1878										+			C A
<u>TRACTOTOMUS MAGNICORNIS</u> (FALLEN) 1807										-			
<u>PSALLUS TALLENI</u> REUTER 1883											+		C A
<u>PSALLUS MOLLIS</u> (MULSANT & REY) 1852										-	+		N
<u>PSALLUS OBSCURELLUS</u> (FALLEN) 1829													C
<u>PSALLUS PINICOLA</u> REUTER 1875										+			C N
<u>COMPTODOLON SALICELLUM</u> (HEURICH-SCHAEFFER) 1841										+			C
<u>TYTHIUS PYGMAEUS</u> (ZETTERSTEDT) 1839					+								C
<u>P. LESIODENA PINETELLUM</u> (ZETTERSTEDT) 1859										+			C
<u>CONOSTETHUS ROSEI</u> (FALLEN) 1829									+				C
GERRIDAE													
<u>GERRIS GIBBIFER</u> SCHUMMER 1832								+					C
CORIXIDAE													
<u>CALICORIXA PRAEUSTA</u> (FIEBER) 1848								+					C
<u>CORIXA PUNCTATA</u> (ILLIGER) 1807								+					C
<u>CYNATHIA COLEOPTERATA</u> (FABRICIUS) 1776								+					C
<u>HESPEROCORIXA CASTANEA</u> (THOMSON) 1869								+					C
<u>HESPEROCORIXA LINNEI</u> (FIEBER) 1848								+					C
<u>HESPEROCORIXA MOESTA</u> (FIEBER) 1848								+					C
<u>HESPEROCORIXA SAHLBERGI</u> (FIEBER) 1848								+					C
<u>SIGARA DISTINCTA</u> (FIEBER) 1848								+					C
<u>SIGARA BORSALIS</u> (LEACH) 1818								+					C
<u>SIGARA FALLENI</u> (FIEBER) 1848								+					C
<u>SIGARA FOSSARUM</u> (LEACH) 1818								+					C
<u>SIGARA LATERALIS</u> (LEACH) 1818								+					C

part les strates « au-dessus » du sol. Les LYGAEIDAE, eux, sont souvent liés aux niveaux inférieurs. C'est, par exemple, le cas de *Macrodoma micropterum* CURTIS 1836, *Scolopostethus decoratus* (HAHN) 1831, *S. pseudograndis* WAGNER 1949, *Peritrechus geniculatus* (HAHN) 1831, *P. gracilicornis* (PUTON) 1877, *Lygaeosoma reticulatum* (HERRICH-SCHAEFFER) 1839 *Stygnocoris pedestris* (FALLEN) 1807... Certains d'entre eux fréquentent de même les végétaux herbacés comme, aussi, *Kleidocerys truncatulus-ericae* (HORSVATH) 1909 (Ericacées), *Melanocoryphus superbus* (POLLIICH) 1781 (Digitales)... arbustifs : *Orsillus depressus* (DALLAS) 1852 (*Juniperus communis* : Touraine)... arborescents : *Gastrodes grossipes* (DE GEER) 1773 (*Pinus sylvestris*, *P. pinaster*...)... Ces LYGAEIDAE sont pris en compte dans un autre travail du présent colloque (OLLIVIER).

Les végétaux des landes se retrouvent dans d'autres biocénoses (talus, talus-lande, garrigues, maquis, friches diverses sur sols variés) avec leurs cortèges d'Hétéroptères. Ceux-ci, dans la plupart des cas non stricts d'une espèce végétale, fréquentent le plus souvent des plantes d'une même famille dans une même biocénose, des biocénoses différentes, dans une même région comme en d'autres. Il convient donc, non pas de considérer les Hétéroptères cités comme exclusifs de la biocénose lande, mais comme habituels ou caractéristiques, liés à des plantes elles aussi habituelles ou caractéristiques : Ericacées pour la strate herbacée, *Ulex europaeus*, *Sarothamnus scoparius* et *Juniperus communis* pour la strate arbustive, *Pinus sylvestris*, *P. pinaster* pour une strate arborescente qui peut compter localement quelques feuillus. Il convient aussi de tenir le plus grand compte des données recueillies dans les autres régions.

L'importance numérique des espèces varie d'une strate à l'autre en rapport avec la non exclusivité à une espèce végétale (Graminées), sous la dépendance de facteurs biogéographiques (réduction des cortèges dans le Massif armoricain), en liaison avec la possibilité qu'a une espèce de fréquenter en d'autres secteurs phytogéographiques (notamment méridionaux) un nombre plus important de plantes d'une

même famille, d'un même groupe (cortège des Papilionacées, des Composées, des Conifères, des Chénopées...).

La présence en landes de végétaux non caractéristiques quoique fréquents au moins localement peut entraîner celle d'Hétéroptères de leurs cortèges. C'est le cas des Digitales, des Asphodèles et de bien d'autres plantes. De même, l'existence d'enclaves dulcaquicoles avec leurs ceintures de végétation conditionne la présence de nombreuses espèces, notamment celles des zones humides.

Les tableaux 1, 2 et 3 synthétisent par cumulation des données la période d'observation des adultes mais aussi les étapes de la phénologie des végétaux. Ces étapes ne sont pas strictement superposables pour chacun, d'une localité, d'une station à une autre. Leur étalement est plus important pour les plantes représentées par un grand nombre d'individus (Graminées, Ericacées, *Sarothamnus scoparius*...) que pour d'autres, dont, de surcroît, la faune est dans bien des cas plus difficile à étudier (*Juniperus communis*, essences arborescentes...). Ceci et la liaison entre le déroulement du cycle de l'espèce inféodée et les étapes de la phénologie de la plante hôte font apparaître artificiellement une durée de présence des adultes plus longue au niveau de la strate herbacée que des autres en particulier de la strate arborescente. Une confirmation est apportée par l'examen de cette durée chez les espèces univoltines liées à un seul végétal à faible ou moyenne densité, dont les étapes de la phénologie se succèdent pendant une courte période : *Dicyphus pallidicornis* sur *Digitalis purpurea*, *Capsodes lineolatus* sur *Asphodelus albus* ou sur *A. arrondeauii*...

Ces tableaux montrent aussi que peu de MIRIDAE hivernent à l'état adulte, la diapause ovulaire intéresse le plus grand nombre des espèces. Il n'est pas de même des NABIDAE (*Nabis ericetorum*...) ou des LYGAEIDAE...

RÉFÉRENCES

Les travaux concernant les landes sont abondants. Ils sont amplement cités dans d'autres articles des pré-

sents C.R. Les références ci-dessous sont limitées aux Auteurs cités et à quelques travaux traitant plus particulièrement des Hétéroptères MIRIDAE ou citant cette famille et d'autres dans le cadre de leur présence dans les formations du type lande. De même sont citées les faunes mais non les articles ponctuels de systématique.

- ABBAYES (H. des), CLAUSTRES (G.), CORILLON (R.), DUPONT (P.), 1971. — Flore et végétation du Massif armoricain sous la direction de H. des ABBAYES T. I: Flore vasculaire, 1 vol., *Presses Universitaires de Bretagne*, I-LXXV +1-2227.
- BARNAUD (G.), 1976. — Contribution à l'étude du fonctionnement des landes de l'Arée: Intérêt de l'analyse de la distribution spatio-temporelle de quelques peuplements Arthropodien dans la compréhension des effets de versants. G.E.L.A. Rennes (D.G.R.S.T.), rapport interne n° 11, 1-87.
- CAMBERLEIN (G.), 1976. — Camping sauvage: fréquentation et évolution du système dunaire de Lampaul-Ploudalmézeau (Nord-Finistère) — 111 pp. *Ministère de la qualité de la vie, Office pour l'information éco-entomologique*. Université de Rennes, Laboratoire de Zoologie et d'écologie.
- CORILLON (R.), 1971. — Carte de la végétation de France au 200 000. Notice détaillée des feuilles armoricaines. Phytogéographie et végétation du Massif armoricain. — *Ed. C.N.R.S., Paris*, 1971, cartes 1-39, Tabl. I.
- DEBROISE (C.), 1977. — Recherches écologiques sur les Lépidoptères Hétéroceres des landes bretonnes. Etude de la dynamique de population de *Lycophotia porphyrea* (Lep. Noctuidae). — Thèse, 3^e cycle, Rennes, 210 pp.
- DEMPSTER (J.P.), 1966. — Arthropod predators of the *Miridae* (Heteroptera) living on Broom (*Sarothamnus scoparius*). — *Ent. exp. & Appl.*, 9, 405-412.
- DUPUIS (C.), 1949. — Les *Asopinae* de la faune française (*Hemiptera Pentatomidae*). Essai sommaire de synthèse morphologique, systématique et biologique. *Rev. franc. Ent.*, 16, 4, 233-250.
- DUPUIS (C.), 1965. — Notes, remarques et observations diverses sur les Hémiptères. XIII. Etude de l'oligophagie de trois punaises des Génévriers et revue des plantes-hôtes des Hétéroptères voisins. — *Cahiers des Natur.*, Bull. N.P., n.s., 21, 4, 105-122.
- DUPUIS (C.), 1972. — L'Entomofaune thermo-xérophile de Richelieu (Indre & Loire) et sa signification biogéographique. — *Cahiers des Natur.*, Bull. N.P., n.s., 28, 4: 81-97. (Id° in: *Actes 97 e Cong. Nat. sav.*, Nantes, 1972, *Sect. Sci.*, 3, 37-55).
- DOMINIQUE (J.), 1902. — Catalogue des Hémiptères (Hétéroptères, Homoptères, Psyllides) de la Loire-inférieure). — *Bull. Soc. Sc. nat. Ouest*, 2^e sér., 2, 2, 161-231.
- EHANNO (B.), 1965. — Notes écologiques sur les *Miridae* (*Insecta-Heteroptera*) observés en Bretagne sur le Chêne. — *Vie & Milieu*, 16, 1 C, 517-533.
- EHANNO (B.), 1976. — Aperçu sur la faune entomologique du bocage breton: punaises *Miridae* (Hétéroptères) infodées à des végétaux des talus. C.R. Table ronde C.N.R.S., Ecosystèmes bocagers, 1976, 385-389.
- EHANNO (B.), 1977. — Revue faunistique des *Deraeocorinae* français et notes écologiques sur les espèces armoricaines (Hém. Hét., *Miridae*). *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.)* 13 (1), 117-129.
- EHANNO (B.), 1979. — *Hallodapus rufescens* (Burmeister) 1835, Hémiptère-Hétéroptère, *Miridae*, nouveau pour le Massif armoricain. *Bull. Soc. sci., Bretagne*, 1976, 51: 67-69.
- EHANNO (B.), 1979. — Nouvelles captures de *Corixidae* (Hémiptères-Hétéroptères) aux pièges lumineux dans le Massif armoricain et notes sur la répartition de quelques espèces peu connues. *Bull. Soc. sci., Bretagne*, sous-presses.
- EHANNO (B.) et DEBROISE (C.), 1975. — *Deraeocoris morio* (Bohemian) 1852, capturé au piège lumineux dans des landes en Bretagne (Rhynch. Hét., *Miridae*). *Bull. Soc. ent., France*, 80, 76-80.
- GEORGES (A.), 1973. — Contribution à l'étude des landes armoricaines. Faune globale. Evolution annuelle de quelques groupes d'Invertébrés. Tentative de mise au point d'une échantillonnage global et d'un appareil de tri polyvalent. — *D.E.A., Rennes*, 48 p.
- LEWIS (T.), 1969. — The diversity of the Insect fauna in a Hedgerow and Neighbouring fields. *J. Appl. Ecol.*, 6, 453-458.
- NELSON (J.M.), 1971. — The Invertebrates of an Area of Pennine Moorland within the Moor House Nature Reserve in Northern England. *Trans. Soc. British Ent.*, 19, 2, 173-235.
- OLLIVIER (M.-T.), 1976. — Données sur l'écologie d'un Hétéroptère *Lygaeidae* d'une lande littorale xérophile. *Bull. Soc. zool., France*, 105, 5, 1079-1080.
- OLLIVIER (M.-T.), 1979. — Données sur la biologie et l'écologie d'un Hétéroptère *Lygidae* de la lande littorale xérophile du Cap Fréhel (Côtes-du-Nord). *Annls. Soc. Ent., France*, (N.S.) 15 (2), 389-414.
- PERICART (H.), 1972. — Hémiptères *Anthracoridae*, *Cimicidae*, *Microphysidae* de l'Ouest paléarctique, in: Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen, T. Masson & Cie., Ed., Paris.

- PIONNEAU (P.), 1906. — Hémiptères intéressants pour la Faune française et le « *Nabis boops* » nouveau pour la Bretagne. *F. des j. Nat.*, 4, n° 425, 78-79.
- POISSON (R.), 1935. — Les Hémiptères aquatiques (*Sandaliorrhyncha*) de la Faune française. — *Arch. Zool. expér. et Gén.*, 77 (2), 455-563, figs. I-LXXVIII.
- POISSON (R.), 1957. — Faune de France 61 : Hétéroptères aquatiques. Paris Ed. P. Lechevalier, 263 p., 185 fig.
- RAHN (R.), ALJUNDI (K.) et SERRE (P.), 1976. — Contribution à la connaissance de la faune entomologique des cultures dans le Bassin de Rennes : Résultats qualitatifs obtenus au piège lumineux. *Sc. Agron.*, Rennes 221-230.
- RAMADE (F.), 1963. — Contribution à l'étude des Rhynchotes Hétéroptères terrestres de Provence (2^e note). — *Bull. Soc. Ent. France*, 68, n° 5-6, 147-158.
- REUTER (O.), 1909. — Charakteristik und Entwicklungsgeschichte der Hemipteren-Fauna (*Heteroptera*, *Auchenorrhyncha* und *Psyllidae*) der Palaearktischen Coniferen. — *Acta Soc. Sc. Fennicae*, 36, n° 1, 1-129.
- SOUTHWOOD (T.R.E.), 1950-1951. — *Deraeocoris scutellaris* F. (*Hem.*, *Miridae*) taken in the light traps at Rothamsted, Hertfordshire. — *Ent. Mon. Mag.* vols 86-87 (4^e ser. vols. 11-12), 1950-51, p. 78.
- SOUTHWOOD (T.R.E.), 1960. — The flight activity of *Heteroptera*. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 12, Pt. 8, 173-220, 3 fig.
- STICHEL (W.), 1925-1938. — Illustrierte Bestimmungstabellen der Deutschen Wanzen, 499 pp. (Berlin-Hermsdorf, l'Auteur)
- STICHEL (W.), 1955-1962. — Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen, II. Europa, 4 vols. Berlin (Berlin-Hermsdorf, l'Auteur).
- THOMAS (D.C.), 1938. — Report on the *Hemiptera-Heteroptera* taken in the light trap at Rothamsted experimental station, during the four years 1933-1936. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A) 13, Pts. 1-3, 19-24.
- WALOFF (N.), 1968. — Studies on the Insect fauna on Scotch Broom, *Sarothamnus scoparius* (L.) Wimmer. *Adv. Ecol. Research*, 5, 88-208.
- WALOFF (N.) et BAKKER (K.), 1963. — The flight activity of *Miridae* (Heteroptera) living on broom, *Sarothamnus scoparius* (L.) Wimmer. — *J. Anim. Ecol.*, Oxford, 32 : 461-480, 7 fig.
- WALOFF (N.) et SOUTHWOOD (T.R.E.), 1960. — The immature stages of Mirids occurring on Broom (*Sarothamnus scoparius*) with some remarks on their biology. *Proc. R. Ent. Soc. London.*, (A), 35, Pts 1-3, 39-46.
- WAGNER (E.), 1954. — Ein Beitrag zur Systematik der Gattung *Phytocoris* Fall (*Hem. Het. Miridae*). *Nachr. Natw. Mus. Aschaffenburg*, 42, 1-44, Pl. I-IV.
- WAGNER (E.), 1966. — Wanzen oder Heteropteren. I. *Pentatomorpha*. in: Tierwelt Deutschlands 54; Veb G. Fischer Verlag Jena.
- WAGNER (E.), 1967. — *id* II. *Cimicomorpha*. *ibid*. 55. *ibid*.
- WAGNER (E.) & WEBER (H.), 1964. — Hétéroptères *Miridae*. Faune de France, Paris. *Fédér. fr. Soc. Sc. nat.*, 67, 1-589.

OBSERVATIONS SUR TROIS HÉTÉROPTÈRES *LYGAEIDAE* DES LANDES ARMORICAINES : INFÉODATION AUX VÉGÉTAUX ET LOCALISATION DANS LES STRATES AU COURS DU CYCLE BIOLOGIQUE

par Marie-Thérèse OLLIVIER

Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie, Université de Rennes.
Campus de Beaulieu, avenue Général-Leclerc, 35042 Rennes Cedex

SUMMARY

Relationships (either trophic or concerning development sites or overwintering quarters...) between the various vegetation strata on the armoricain heaths and three species of Lygaeidae Heteroptera are described all along their life cycles.

The development of Lygaeosoma reticulatum occurs entirely amongst muscino-lichenous pioneer groups. Melanocoryphus superbus characterizes the same zones, but it is more specially linked with Digitalis purpurea during reproduction and larval development. Kleidocerys truncatulus ericae prefers Ericacea heaths.

INTRODUCTION

On ne connaît que peu de travaux sur la biologie et l'écologie des *LYGAEIDAE* armoricains. Des renseignements divers concernant leur faunistique (localités de captures en Loire-atlantique et en Vendée principalement) sont donnés dans une série d'articles de DOMINIQUE parus de 1886 à 1896, de PENEAU publiés entre 1904 et 1930, les catalogues de DOMINIQUE (1892, 1895, 1902), de GUERIN et PENEAU (1905) analysés par EHANNO dans le cadre des « Inventaires de faune et de flore » réalisés par LE

DUCHAT D'AUBIGNY (à paraître). EHANNO, sans les rechercher systématiquement, en a récolté de nombreuses espèces lors de ses prospections des biocénoses armoricaines effectuées dans le but d'en apprécier la faune des *MIRIDAE*. Alors que ces derniers fréquentent, pour la plupart, des strates au dessus du sol (strate herbacée, strate arbustive, strate arborescente des feuillus et des résineux), nombre de *LYGAEIDAE* sont préférentiels de la strate herbacée inférieure, hypogée supérieure, des litières. Des captures d'Invertébrés réalisées par les Chercheurs du Groupe d'études des Landes armoricaines ces dernières années, par CANARD, récemment, comprennent, entre autres Hétéroptères, plusieurs *LYGAEIDAE*.

Il nous a paru intéressant d'aborder l'étude de la biologie et de l'écologie des ces Insectes en considérant quelques espèces armoricaines particulièrement représentatives des zones incultes du type « landes ». Le travail exposé ci-après porte sur 3 espèces choisies : 1) pour leur relative abondance, 2) pour leur localisation, variable au cours du cycle biologique, dans les strates ou les niveaux de cette biocénose « lande ». Ce sont : *Lygaeosoma reticulatum* (Herich-Schaeffer) 1838, lié aux groupements pionniers, 2) *Melanocoryphus superbus* (Pollich) 1781, qui, fréquent dans ces formations, tend à se concentrer sur

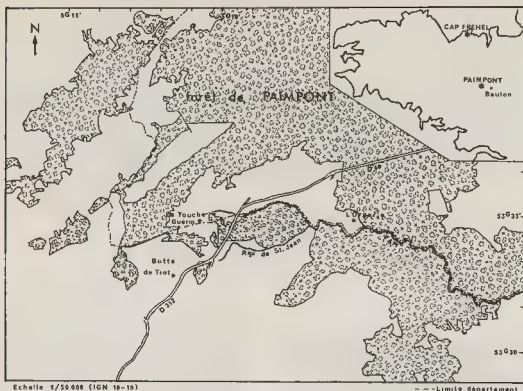


FIG. 1. — Situation des Landes étudiées.

les Digitales (*Digitalis purpurea*) (1) et s'intègre, de ce fait, à la faune de certains talus et à celle de diverses zones incultes, 3) *Kleidocerys truncatulus ericae* (Horvath) 1909, cantonné près du sol et dans les litières ou localisé sur les *Ericacées* de la strate herbacée dans notre région, suivant les étapes de son cycle. L'espèce est connue par ailleurs pour fréquenter des *Ericacées* arbustives (*Erica scoparia*: Touraine, Poitou, observations personnelles et communiquées par EHANNO), des *Ericacées* arborescentes (*Erica scoparia*: Roussillon, communication EHANNO).

Notre étude se propose de préciser la place occupée par ces espèces, temporairement ou en permanence, dans chacune des strates et d'établir les rapports entre ces Insectes et la Végétation, compte tenu de la phénologie de ses composantes, au cours

des étapes de leur cycle, en liaison avec leurs exigences trophiques, la recherche des sites de ponte...

CONDITIONS DE L'ÉTUDE

Ces espèces ont été étudiées dans des landes littorales climatiques et des landes de l'intérieur, plus hétérogènes. Les stations prospectées sont les suivantes (fig. 1):

— landes littorales: Cap Fréhel (commune de Fréhel, Côtes-du-Nord). Plusieurs types se succèdent, décrits récemment par FORGEARD, GLOAGUEN & TOUFFET (1973), GLOAGUEN et TOUFFET (1974).

— landes de l'intérieur:

• La Briantais (commune de Baulon, Ile-et-Vilai-

(1) La terminologie est celle de H. des ARBAYES *et al.*, 1971.

ne): un plateau et le flanc de la vallée du Canut. La succession des groupements végétaux a été cartographiée par CANARD (1979).

- Les Buttes de Tiot (commune de Campénéac, Morbihan), en bordure de la forêt de Paimpont : les unités de végétation ont été étudiées par FORGEARD (1977).

- L'Orgerie (commune de Paimpont, Ille-et-Vilaine) : les formations pionnières y ont un grand développement puis font passage à la pelouse-lande, à la lande xéro- puis mésophile. La strate arborescente se compose de quelques feuillus et de résineux.

- La Touche Guérin (commune de Paimpont, Ille-et-Vilaine) : les résineux y sont très clairsemés mélangés avec quelques feuillus (*Betula pubescens*, *Betula sp.*), les groupements pionniers muscinolichéniques et à *Sedum anglicum*, la pelouse ouverte à dominance de Graminées y sont développées. *Asphodelus albus*, habituelle des landes de l'intérieur, réparti en « paquets » disséminés y prend une place intéressante. Les incendies de 1976 ont affecté cette station, notamment au niveau de ces Asphodèles et des essences arbustives (*Ulex europaeus*, *Sarothamnus scoparius*) et arborescentes (Bouleaux) dont les repousses sont abondantes et denses.

LYGAEOSOMA RETICULATUM.

L'espèce a été étudiée plus particulièrement à La Briantais où les composants suivants se remarquent : strate lichénique (*Cladonia papillaris*, *C. uncialis*, *C. mitis*, *C. foliacea*), strate bryophytique très développée (*Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum piliferum*, *Campylopus polytrichoides*) (2), avec par place : *Sedum anglicum* et *Digitalis purpurea*. Ces pelouses xérophiles rases, orientées E.-O., à pente accentuée, font place vers le fond de la vallée du Canut à une strate arbustive à *Rubus sp.*, *Sarothamnus scoparius* avec aussi *Pteridium aquilinum*, puis à une strate arborescente d'essences feuillues (*Quercus pedunculata*, *Salix atrocinerea*...). Vers le NO.-SE.,

la pelouse à *Agrostis setacea* et la lande basse à *Erica cinerea* et *Calluna vulgaris* avec, çà et là, *Ulex europaeus*, s'étendent en un vaste plateau.

Le peuplement des LYGAEIDAE de la strate muscinale de ces biotopes à tendance xérophile nette est pauvre en espèces, au contraire de celui des Mousses de nombreux autres biotopes mésophiles ou à tendance hygrophile où beaucoup hivernent (bas des talus, sous-bois, pieds des arbres...). Cependant *Lygaeosoma reticulatum* s'y observe tout au long de l'année. D'autres Hétéroptères s'y rencontrent : *Melanocoryphus superbus* près des Digitales, localisées, *Acalypta parvula* (Fallen 1807) (TINGIDAE) (3) commun à la base des Mousses, récolté en zone dunaire (Lampaul-Ploudalmezeau, Finistère) grâce à des pièges Barber par CAMBERLEIN (1977), observé dans les pelouses à *Festuca ovina*, à *Agrostis setacea*, dans la lande basse à Ericacées et dans les litières d'Ajoncs par CANARD (communication personnelle).

Le cycle de *L. reticulatum* se déroule tout entier au sein de tels groupements pionniers. Nos prospections, échelonnées en 1978 et en 1979 (chasse à vue, recherche de l'espèce dans de nombreux prélèvements de végétation) permettent d'esquisser les principales étapes de ce cycle :

- la récolte d'adultes en septembre (52 mâles, 61 femelles) en même temps que des larves (stades IV et V), puis d'adultes au cours de la saison froide montrent bien que l'espèce, comme semble-t-il les autres LYGAEIDAE de la région, hiverné à l'état de l'adulte. Les individus recherchent les intersections des rameaux de *Racomitrium lanuginosum*. Leurs déplacements diurnes sont réduits et leur capture nécessite une prospection minutieuse des Mousses mais aussi des interstices entre le sol, la roche et la végétation où ils se réfugient lorsque les conditions climatiques sont particulièrement rigoureuses (fig. 2). Le choix de cette Mousse est confirmé par les observations des élevages au laboratoire : elle est recherchée aux dépens des autres végétaux proposés : *Polytrichum sp.*, *Cladonia ss pp.*, *Sedum anglicum*. La quiescence de cette espèce s'est étalée de fin novembre 1978 au début avril 1979.

(2) Détermination J. C. MASSE.

(3) Détermination B. EHANNON.

— au printemps, par temps sec et ensoleillé, les individus se déplacent sur la roche. CANARD (1979) les y a récoltés (5 avril, 20 mai) ainsi que sur la couverture muscinale. Ils s'abritent à nouveau dans cette dernière lorsque les conditions climatiques sont défavorables (froid, pluie, forte insolation).

— cette période est marquée par le début de la maturation des glandes génitales : les femelles ont montré, à la fin mai 1979, des ovarioles développées, des œufs s'individualisant. Les pontes sont effectuées principalement vers la fin juin (observations de 1978). Les œufs (0,8 mm $\times$ 0,4 mm) ne sont guère protégés bien que déposés dans des micro-cavités de la partie superficielle du sol ou près de l'implantation des Mousses. Les formations micro-pylaires sont disposées sur un cercle.

— les 5 stades larvaires, d'un rouge sombre, se succèdent en juillet et en août, les premiers ayant leur abondance maximale entre mi-juillet et mi-août. En août et en septembre s'observent encore des stades IV et V et les adultes de la nouvelle cohorte. Ceux-ci, localisés sous la strate muscinale, ont pour habitat l'espace ménagé entre les schistes rouges dont la structure en « plaquettes », très irrégulière, permet un colmatage par 2 à 3 cm de terre, rarement plus.

Effectif de la population adulte.

Une estimation de la densité des adultes a été effectuée dans les conditions ci-après, le 19 septembre 1978, par temps chaud et ensoleillé :

— méthode de dénombrement : nous choisissons au hasard trois transects suivant lesquels nous réalisons un dénombrement à vue à l'intérieur d'un cadre de 0,50 m de côté posé sur le sol. La surface du cadre est subdivisée en carrés de 0,10 m de côté, et les individus présents dans les Mousses, la terre, ou se déplaçant sur la roche, sont comptés dans chacun d'eux. L'opération est répétée six fois par transect, depuis le haut jusqu'au bas de la pente.

— la végétation le long des transects est la suivante : transect A : le revêtement de *Cladonia* spp. et de Mousses (essentiellement *Rhacomitrium lanu-*

ginosum) est continu et dense; transect B : il se caractérise par un mélange de plusieurs espèces de Mousses : *Rhacomitrium lanuginosum*, *Polytrichum piliferum*, et *Campylopus polytrichoides*, *Cladonia* spp. étant moins abondant; les schistes rouges du substrat se débitent en petites plaquettes aux point B5 et B6; la couverture végétale, très rase et discontinue, laisse apparaître la roche en de nombreux endroits du transect C, sauf toutefois en C 4 et en C 5 où le sol est plus épais (environ 5 cm).

Le tableau suivant donne les résultats obtenus au long de chaque transect :

Transect	A	B	C
Prélèvements du haut vers le bas de la pente :	Nombre d'individus par 0,25 m ²		
1	1	0	0
2	0	27	30
3	33	14	9
4	29	10	14
5	27	0	12
6	11	2	7
Total	101	53	72
Densité : 0,25/m ²	17	9	12
Moyenne : 1 m ²	68	36	48

— la densité moyenne des adultes de *L. reticulatum* pour l'ensemble de la zone prospectée est de 50 individus/m². Le calcul de l'écart-type, l'erreur-standard à la moyenne nous permettent de donner, avec un coefficient de sécurité de 95 %, l'intervalle entre lequel oscille la densité moyenne/m² de la population de La Briantais :

$$27 \text{ ind./m}^2 \leq Dm \leq 73 \text{ ind./m}^2$$

— l'examen de la distribution spatiale de l'espèce à l'intérieur de chaque cadre de 0,25 m² (25 carrés de 0,01 m²) révèle une grande hétérogénéité (distribution en agrégats), et ceci pour chacun des transects.

Ainsi, il apparaît, dans les conditions de l'expérimentation, des densités plus fortes de *L. reticulatum*

dans les zones à sol peu épais (petites anfractuosités des schistes). Le pouvoir de rétention d'eau des Mousses contribue à la régulation hydrique du biotope, soit contre un excédent en limitant le ruissellement et en fixant le sol, soit contre un déficit en favorisant la formation de rosées pendant l'été, permettant ainsi le maintien d'un degré hygrométrique compatible avec le développement des larves. Les pelouses rases se caractérisent par une xérophilie plus accentuée en été : au cours de la journée, la forte élévation de la température au niveau de la tête de rocher se transmet aux formations végétales

avoisinentes, ce qui explique les fortes températures enregistrées au sein des Mousses et des *Cladonia* spp. pendant la journée du 18 juillet 1979 (fig. 2). De même, CANARD (1979) a montré en 1976 (cycle du 15-16 juin) que la température à la surface du substrat dépasse 40° entre 13 heures et 17 h 30, et ne descend pas en dessous de 16° pendant la nuit, tandis que l'humidité atmosphérique varie de 35-40 % à 80-85 %.

La grande amplitude des variations climatiques saisonnières et journalières au sein des formations pionnières de la lande, en liaison avec un sol peu

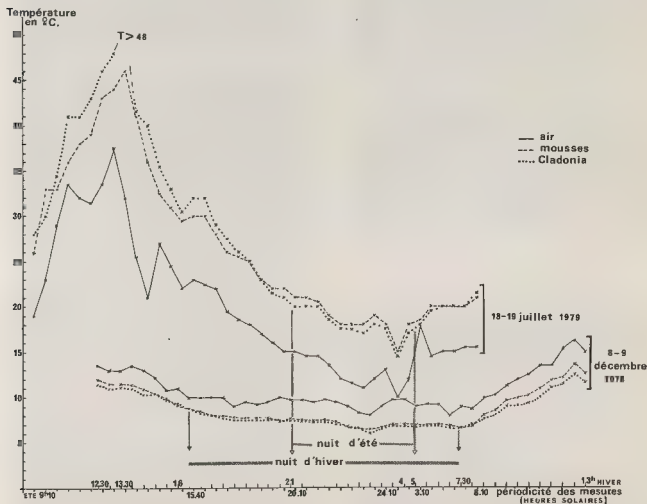


FIG. 2. — Variation nyctémérale de la température dans la végétation des zones pionnières. Landes de La Briantaux.

épais, une couverture végétale discontinue, semble être un facteur limitant le nombre des espèces de LYGAEIDAE. La composition spécifique de la couverture végétale, sa structure (morphologie des Mousses), les possibilités de pénétration qu'elle offre à *L. reticulatum*, les conditions microclimatiques qu'elles créent ou maintiennent au voisinage du sol sont autant de facteurs qui interviennent dans la répartition spatiale des adultes et des larves de cette espèce. Le maintien des populations suppose qu'elles trouvent dans le milieu des éléments nutritifs dont elles ont besoin au cours des diverses étapes de leur cycle, éléments dont nous ignorons encore la nature (Bactéries, Mycorrhizes, Lichens, Mousses...), la composition, et qui peuvent provenir directement du matériel végétal en place, ou résulter de l'action d'autres organismes (larves d'Insectes, Collembolles, Acaariens...).

Les prospections effectuées en 1978 sur les pelouses xérophiles rases des stations de l'Orgerie, et la Touche-Guérin (région de Paimpont) confirment nos données. Nous avons retrouvé *L. reticulatum* associé aux Mousses, *Cladonia* spp et *Sedum anglicum* où les adultes hivernent. A la belle saison, leur activité diurne est marquée par des déplacements sur la roche; les larves apparaissent au début du mois de juillet.

MELANOCORYPHUS SUPERBUS.

L'espèce a été étudiée tout particulièrement dans les groupements pionniers muscino-lichéniques de Tiot. Ils sont développés sur le flanc NE-SO, où les grès et schistes pourprés Cambriens affleurent largement. *Digitalis purpurea* est abondante dans la partie du versant orienté NO-SE, à proximité de la route D 312 de Paimpont à Campénéac; la pente atteint 27 à 30 %, le sol est très peu épais.

Nos prospections qualitatives et quantitatives au sein de ces groupements végétaux, à plusieurs reprises soumis aux incendies, notamment en 1976, ont mis en évidence une répartition de ce Lygède limitée à la tête de rocher et aux pelouses xérophiles

rases où la Digitale est présente. Les modalités de cette répartition varient d'une part dans le temps, en fonction de l'état phénologique de la plante et de la phase du cycle biologique de *M. superbus*, modulées d'une année à l'autre, d'une saison à l'autre par le jeu des facteurs micro-climatiques; d'autre part dans l'espace, en fonction de la structure de la végétation (en particulier celle de la population de Digitales). Les deux aspects sont étudiés successivement.

Calendrier phénologique de la Digitale.

Les Digitales sont bisannuelles ou plus ou moins vivaces (Des ABBAYES, *et al.*, 1971). Dans la région de Paimpont, les hampes florales se développent en mai et la floraison débute en juin, alors que la température s'élève et que l'insolation augmente.

1) La population adulte se déplace entre les feuilles, gagne la hampe florale, ou le substrat de Mousses et de *Sedum anglicum*. Elle atteint la maturité sexuelle entre la fin mai et le début juin. Les mâles et les femelles sont très actifs et viennent nombreux sur la tige, les inflorescences où ils s'accouplent et se nourrissent, en particulier aux dépens des bractées et de la tige pubescente. Les accouplements se produisent, aussi, fréquemment au voisinage des Digitales, sur le sol ou la végétation, pendant tout le mois de juin et une partie de juillet. La dissection des femelles récoltées dans cette station et à La Briantais, permet d'apprécier la maturation :

— 1^{er} juin (1979) (La Briantais) : ovarioles peu développées, 6 juin (1979) (Tiot) il en est de même, de plus quelques femelles montrent de 2 à 9 œufs formés,

— 21 juin, 10 juillet (1978) (La Briantais) : femelles gravides prêtes à pondre,

— 18 juillet (1978) (Tiot) : femelles avec de 6 à 9 œufs prêts à être déposés et femelles ayant pondu.

2) Le plein épanouissement des fleurs s'étale de la mi-juin au début de juillet. Le maximum de la ponte s'effectue alors. Dans les élevages au laboratoire, les œufs (0,9 × 0,5 mm), blanchâtres, sont trouvés dans la partie superficielle du sol. Dans la nature, on peut penser qu'ils sont de même déposés

dans le sol, à la base des Digitales sous les feuilles : c'est là que nous avons toujours observé les stades larvaires.

3) Tandis que les fleurs se dessèchent (juillet), puis que les graines se forment (juillet, août) la population larvaire poursuit son développement. Il est intéressant de noter la très faible dispersion des larves : les stades restent groupés sur les inflorescences sèches, autour des graines. Plus tard ils se regroupent sous la rosette basale des feuilles. Une telle concentration « éthologique » des larves, mais aussi des adultes, observée aussi chez d'autres Hétéroptères PENTATOMIDAE, ACANTHOSOMATIDAE ne doit pas être perdue de vue dans une étude de la distribution des espèces dans les biocénoses au cours de l'année (4).

4) En septembre, lors du dessèchement de la hampe florale, du flétrissement des feuilles, de l'ouverture des capsules et de la libération des graines, apparaît la nouvelle cohorte. Les adultes restent actifs lorsque les conditions climatiques sont favorables. Leur dispersion diurne dans le milieu, moins importante que celle du printemps, prend fin à l'approche de l'hiver. La population de *M. superbus* se cantonne alors sous l'amas plus ou moins épais des feuilles en voie de dégradation, qui constitue le site d'hivernage.

L'inféodation de *M. superbus* à *Digitalis purpurea* au cours des phases de son cycle et cette concentration « éthologique » conditionnent la distribution de l'espèce dans les pelouses xérophiles rases où la Digitale est présente. Des liens d'ordre trophique existent entre cette plante et le Lygède adulte ou larvaire. A la fin du printemps et au début de l'été, les tissus jeunes (tige, inflorescence, en particulier) sont une source nutritive pour les adultes au moment de la reproduction. A partir de mi-juillet, de nombreuses larves pénètrent dans les capsules en voie de déhiscence et consomment les graines. Cette inféodation n'est sans doute pas exclusive. Au printemps, avant la croissance de la Digitale, les adultes

se déplacent sur les pelouses où *Sedum anglicum* paraît les attirer. Au laboratoire nous avons maintenu des adultes depuis septembre 78, en leur fournissant, outre les feuilles sèches de Digitale leur servant de support, *Sedum anglicum* sur lequel ils migrent et se nourrissent à la reprise de leur activité. Seule, une étude plus détaillée du régime alimentaire de *M. superbus* nous permettra de préciser les rapports trophiques avec *Digitalis purpurea*, *Sedum anglicum*.

Il existe aussi des liens avec le climat : les conditions microclimatiques sous les feuilles de Digitale, tamponnées en hiver, favorisent les adultes (fig. 3) (protection contre la pluie, les variations de température...). De même, en été, les larves y trouvent une humidité plus constante. Le couvert végétal diminue l'insolation et atténue l'élévation forte de la température diurne du sol.

Répartition spatiale de *M. superbus* en fonction de la structure de la végétation.

Les plants de Digitales sont soit isolés, soit disséminés par petits groupes. Leur distribution dans la station est très hétérogène, en liaison avec la topographie, avec l'épaisseur du sol... Les incendies de 1976, dont on connaît mal l'intensité de l'action sur ces plantes, ont favorisé la recolonisation du substrat depuis 1978 par les jeunes Ajones, au détriment des Digitales.

Des dénombrements effectués sur ces plantes isolées ou groupées, compte-tenu du développement des hampes florales (hauteur), montrent une très grande dispersion des données : nombre de plants prospectés n'ont livré aucun individu tandis que certains, groupés ou non, ont permis de nombreuses captures (jusqu'à 46 mâles et 39 femelles sur un même plant). Ces premiers résultats s'opposent à une expression significative de la densité moyenne par pied et de son intervalle de confiance.

Les liaisons trophiques préférentielles au niveau des inflorescences puis des graines, la concentration « éthologique » des individus sur les pieds à fleurs de cette plante bisannuelle peuvent expliquer la distribution des populations notée en début de nouvelle saison. Elle serait la même que celle observée

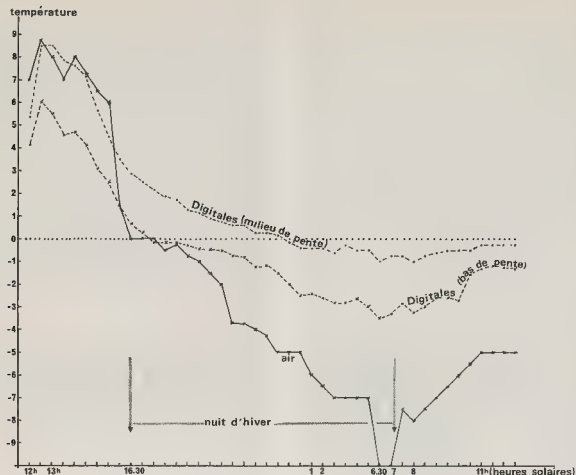


FIG. 3. — Variation de la température au cours de la journée au 18-19 décembre 1978 Les Buttes de Tiot.

avant la saison froide et serait ainsi le reflet de celle des plants florifères et fructifères.

Il est permis de penser que *M. superbus* est particulièrement liée aux landes. L'espèce n'est pas observée ni par nous-même, ni par EHANNO sur les *Digitales* des talus herbeux bordant les agrobiocénoses, mais elle l'est sur des talus de bord de route, traduisant peut-être ainsi la présence plus ou moins ancienne d'une lande ou d'un talus lande.

KLEIDOCERYS TRUNCATULUS ERICAE.

Nous avons mis en évidence (1979) les liens existant entre cette espèce et les *Ericacées* (*Erica cinerea*,

Calluna vulgaris) au cours de son cycle. Cette inféodation implique des migrations entre la litière et la strate herbacée sous la dépendance : des variations saisonnières et journalières des facteurs micro-climatiques, de la structure de la végétation (hétérogénéité, morphologie, âge des Bruyères) et des étapes de sa phénologie, de la phase du cycle biologique.

Nous rappelons ci-dessous les principaux points de cette étude.

K. truncatulus ericae est lié à l'étape florifère de la Bruyère cendrée par les caractéristiques de sa reproduction et ses besoins trophiques :

— les adultes sont abondants sur les inflorescences au début de l'été et s'y accouplent. Les fleurs

épanouies constituent les sites de ponte : les femelles y déposent leurs œufs à la face supérieure des sépales. Ce sont également les sites de développement larvaire;

— les larves se nourrissent aux dépens, en particulier, de l'ovaire des fleurs en cours de flétrissement.

Les liens avec la *Calluna* apparaissent lors de la floraison, plus tardive de cette *Ericacée*. Les adultes de la nouvelle génération s'y dispersent au début de l'automne.

Des relations avec la strate herbacée végétative des Bruyères s'instaurent en période printanière, lors de la croissance des pousses. La population adulte y effectue des vols migratoires liés à ses besoins nutritifs accrus (début de la gamétogenèse).

Des rapports avec la strate épigée superficielle, la litière s'établissent en hiver. La population hivernante, en majorité des adultes, se disperse dans la litière d'*Ericacées* pendant la saison froide; elle y trouve des conditions micro-climatiques moins rigoureuses.

K. truncatulus ericae a été observé par EHANNO et par nous-mêmes dans d'autres landes armoricaines : région de Paimpont, Monts d'Arrée. Des captures ponctuelles réalisées en juin 1973 à Botmeur (Parc d'Armorque) sur les inflorescences épanouies d'*Erica cinerea* nous ont livré des adultes nombreux (74 mâles, 69 femelles) et une trentaine de larves.

CONCLUSION

L'étude de la biologie de ces trois espèces est une approche de l'analyse des peuplements de LYGAEIDAE des divers types de landes armoricaines. Ces espèces caractérisent les groupements pionniers saxicoles muscino-lichéniques, et les landes xérophiles basses à *Ericacées*, avec d'autres végétaux comme les Digitales, les Asphodèles.

— La diversité spécifique du peuplement, faible pour les pelouses xérophiles rases, augmente vers les pelouses graminéennes à *Agrostis setacea* et les lan-

des à *Erica cinerea*, *Calluna vulgaris* et *Ulex europaeus*. (Etude en cours à Tiot et à La Briantais.)

— *Lygaeosoma reticulatum*, *Melanocoryphus superbus*, *Kleidocerys truncatulus ericae* sont liés de façon temporaire ou permanente à un groupement, à une famille ou à une espèce végétale. Nous avons précisé leur distribution spatiale dans le biotope selon la nature, le degré d'infectation aux végétaux de la lande : sites nutritifs et de reproduction, selon la phénologie des plantes et les étapes du cycle de ces espèces.

— Le spectre alimentaire des adultes semble plus large que celui des larves, en raison de leurs possibilités supérieures de dispersion dans le biotope, et de leurs exigences évoluant au cours de leur cycle.

Les larves qui ont souvent tendance à rester groupées après l'éclosion (*M. superbus*, *K. truncatulus ericae*) s'alimentent à proximité des sites de ponte :

— celles de *L. reticulatum* sont localisées sous la végétation rase. Nous n'avons pas, actuellement, de données sur la nature des végétaux ou substances consommées;

— celles de *M. superbus* se nourrissent de graines de Digitales qui leur sont accessibles lors de l'ouverture des fruits, à partir de mi-juillet. Ce choix va de pair avec une distribution en agrégats sur les inflorescences sèches;

— celles de *K. truncatulus ericae*, notamment les stades IV et V, se nourrissent de l'ovaire des fleurs d'*Erica cinerea*.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBAYES (H. des), CLAUSTRES (G.), CORILLION (R.), DUFONT (P.), 1971. — Flore et végétation du Massif Armoricaïn sous la direction de H. des ABBAYES. T. I : flore vasculaire, 1 vol., Presses Universitaires de Bretagne, I-LXXV, 1226 p.
- CAMBERLEIN (G.), 1977. — Camping-sauvage : fréquentation et évolution du système dunaire de Lampaul-Ploudalmézeau (Nord-Finistère). *Cahiers O.P.I.E.*, n° 26, fasc. 3.

- CANARD (A.), 1979. — Essai d'étude écologique quantitative sur quelques groupes d'Invertébrés épigés d'une lande sèche armoricaine. *Bull. Soc. Ecologie*, (sous presse).
- DOMINIQUE (J.), 1892. — Catalogue des Hémiptères (Hétéroptères, Homoptères, Psyllides) recueillis dans le département de la Loire-Inférieure. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, II, 81-130.
- DOMINIQUE (J.), 1895. — Corrections et additions au catalogue des Hémiptères de la Loire-Inférieure. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, V, 21-26.
- DOMINIQUE (J.), 1902. — Catalogue des Hémiptères de la Loire-Inférieure. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, 2 (2), 161-231.
- EHANNO (B.), 1979. — Impact de quatre techniques de piégeage sur la connaissance de quelques biocoénoses du Massif Armoricaïn. Données concernant les Rhynchotes Hétéroptères. (à paraître *Bull. Soc. sci. Bretagne*)
- EHANNO (B.), 1979. — Aperçu sur la faune des Rhynchotes Hétéroptères, principalement *Miridae*, observés sur les végétaux et dans les diverses strates des landes du Massif Armoricaïn. *Coll. Ecologie des Landes*, Sta. Biol. Paimpont. *Bull. Ecol.*, 1980, 11, 3, p.
- FORGEARD (F.), GLOAGUEN (J.C.) & TOUFFET (J.), 1973. — La végétation de la lande du Cap Fréhel. *Rapport G.E.L.A., Université de Rennes*, 15 p.
- FORGEARD (F.), 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. *Thèse 3^e cycle*, Université de Rennes, 220 p. + annexes.
- GLOAGUEN (J.C.) & TOUFFET (J.), 1974. — La végétation des landes du Cap Fréhel : étude orientée le long de quelques transects. *Bot. Rhedo*, A, 13, 57-75.
- GUEGUEN (A.), 1976. — Recherches sur les Orthoptères des zones d'inculture de basse-altitude. *Thèse 3^e cycle*, Université de Rennes, 176 p., 29 p. d'annexes.
- GUERIN (J.) & PENEAU (J.), 1905. — Faune entomologique armoricaine : Hémiptères. 4^e famille : Lygaeides. Impr. Oberthur, Rennes, 424 p., 166 fig.
- GUIGNARD (G.), 1976. — Contribution à l'étude botanique des talus de Bretagne. *D.E.A. Université de Rennes*, 109 p.
- LE DUCHAT (J.), 1979. — Inventaires de Faune et de Flore : bibliographie concernant la France. Insectes Hémiptéroïdes. (en collaboration avec B. EHANNO). Lab. Zoologie et Ecologie, Université de Rennes, et Ministère de l'Environnement et du Cadre de Vie (Comité Faune et Flore). (sous presse).
- MASSE (J.C.), 1964. — Recherches phytosociologiques et écologiques sur les lichens des schistes rouges Cambriens des environs de Rennes. *Vegetatio*, 12, (3-4), 103-222.
- OLLIVIER (M.T.), 1979. — Données sur la biologie et l'écologie d'un Hémiptère Lygède de la lande littorale xérophile du Cap Fréhel (Côtes-du-Nord). *Ann. Soc. Entomol. de France*, (N.S.) 15 (2), 1979, 389-414.
- RICHARD (L.), 1978. — Contribution à l'étude du peuplement animal d'une zone pionnière d'une lande. *D.E.A. Université de Rennes*, 42 p. + annexes.

ÉCOLOGIE ET BIOÉNERGÉTIQUE D'UNE POPULATION DE *MYRMELEOTETTIX MACULATUS* THUNB (ORTHOPT. ACRIDIDAE) DANS UNE FORMATION PIONNIÈRE DE LANDE ARMORICAINE I. — UTILISATION DE L'ÉNERGIE AU COURS DU DÉVELOPPEMENT

par A. GUEGUEN et G. DELAUNAY

Laboratoire de Zoologie et Ecologie, ERA 798 du CNRS

RÉSUMÉ

La consommation, l'excrétion, la production de croissance et de reproduction, la respiration sont déterminées pour tous les stades de développement des mâles et des femelles de *Myrmeleotettix maculatus*. Orthoptera Acrididae élevés dans les conditions semi naturelles d'un élevage réalisé sur le terrain. La base de l'alimentation des animaux est constituée par deux graminées *Agrostis setacea* et *Agrostis tenuis*.

Un bilan d'énergie individuel est établi pour cette espèce à partir des équivalents calorifiques de la nourriture ingérée, de la matière tissulaire produite, des œufs déposés, des fèces rejetées, des exuvies et de l'oxygène consommé.

La valeur énergétique de la substance corporelle est en moyenne, tous stades confondus de 5,137 cal/mg soit 21,49 J/mg. Ce sont les œufs qui ont la teneur calorifique la plus élevée (57,40 cal/mg ou 24,01 J/mg). La quantité d'énergie contenue dans les fèces est sensiblement inférieure à celle de la nourriture ingérée. Cette baisse est imputable à la présence dans les excréta de produits urinaires s'élevant à 8,3-8,7 mg d'acide urique par gramme de poids sec.

La consommation d'oxygène est en moyenne de 1,9 µl/mg de poids sec/h à 20 °C et 6,5 µl/mg/h à 40 °C.

On estime qu'il faut 82,3 mg de matière sèche de graminée pour obtenir un imago mâle, et 141,5 mg pour une femelle.

Un adulte mâle ingère par jour 3,62 mg d'aliment et une femelle 6,54 mg. En valeur absolue les paramètres des bilans d'énergie des femelles sont de 1,4 à

1,7 fois plus élevés que ceux calculés chez les mâles.

La présence d'un stade larvaire supplémentaire dans le développement des femelles et le maintien d'une production de reproduction permet de rendre compte de cette différence.

Le coefficient de digestibilité A/C est en moyenne égal à 37 % au cours du développement larvaire. Il est de 23 % pour les mâles.

Le rendement écologique de croissance tissulaire P/C varie de 15 à 19 % chez les larves. Il atteint le taux très bas de 3 % chez les imagos mâles où la production tissulaire est ralentie et limitée à la phase de maturation.

Le rendement de croissance tissulaire P/A augmente de 40 à 51 % du premier stade larvaire au dernier. Au stade imaginal la baisse de l'efficacité de conversion de l'assimilation en matière vivante traduit le fait qu'une fraction importante du matériel digéré est utilisé au cours de la respiration et au dépens de la croissance tissulaire.

De la quantité initiale d'énergie nécessaire à son développement et fournie à l'animal sous forme d'aliment, un individu mâle de *Myrmeleotettix maculatus* en rejette 72 % par les fèces et les produits urinaires, 1 % par les exuvies, 20 % sont utilisés pour assurer les fonctions métaboliques et seulement 7 % servent à la production tissulaire.

Pour un individu femelle la part d'énergie rejetée sous forme de matière fécale est de 66 %, la perte d'énergie liée au coût de maintenance est de 22 % et la production de croissance et de reproduction de 11 %.

SUMMARY

Ingestion, egestion, production (growth and reproduction), respiration were assessed for all male and female instars of *Myrmeleotettix maculatus* (Orthoptera, Acrididae) reared in cages in field conditions. The animals were fed on two grasses *Agrostis setacea* and *A. tenuis*. An individual energy budget was calculated from the caloric content of food eaten, growth,

The average energetic body value was 5,137 cal/mg eggs laid, faeces egested, exuviae and oxygen consumed, or 21,49 J/mg (both sexes and all stages). The highest or 24,01 J/mg). The caloric content in the faeces caloric equivalent was observed in eggs (5,74 cal/mg was lower than the caloric value of food eaten. This decline was due to the contribution of different excretory products to the weight of rejecta which represented in faeces 8,3-8,7 mg of uric acid by gramme of dry weight

Oxygen consumption ranged from 1,9 μ l/mg dry weight/h at 20 °C to 6,5 μ l/mg/h at 40 °C.

82,3 mg gramineous dry matter were necessary to obtain an adult male and 141,5 mg for a female. An adult male ingested 3,62 mg of food and a female 6,54 mg. In absolute terms energetic parameters of female budget were 1,4 to 1,7 higher than those cal-

culated for males. The occurrence of a summary instar in female developmental stages continuing egg production might account for this difference.

The assimilation efficiency A/C of 37 % was recorded through nymphal stages. The value for adult male falls to 23 %. The ecological growth efficiency P/C of different larval instars varied between 15 % and 19 %. It dropped to the low ratio of 3 % for adult male.

Tissue growth efficiency P/A showed a gradual increase, 40 % to 51 %, from the first instar to the last. A low ratio at adult stage suggested that transformation of the assimilated food into production decreased whereas the major part of energy digested was lost through respiration for maintenance.

Of the initial food energy required for the development of a *Myrmeleotettix maculatus* male, 72 % were voided as faeces and excretory products, 1 % as exuviae, 20 % were channelled to assume metabolic functions and only 7 % of the total energy accounted for growth.

A female rejected 66 % as fecal matter. The energy lost for maintenance requirements was 22 % and growth and egg production were 11 %.

INTRODUCTION

Parmi les Invertébrés les Orthoptères occupent une place prédominante en tant que consommateurs primaires dans les écosystèmes terrestres. Aussi, de nombreuses recherches bioénergétiques portant essentiellement sur des espèces non migratrices ont été entreprises dans des écosystèmes très variés mais toujours à dominante graminéenne :

Une zone marécageuse (SMALLEY, 1960), un pâturage ancien et une luzernière (WIEGERT, 1965), une prairie nordique (GYLLENBERG, 1969), une prairie à *Miscanthus sinensis* au Japon (MATSUMOTO, 1971), une prairie naturelle au Canada (BAILEY et RIEGERT, 1973), une savane en Afrique (GILLON, 1973), un alpage d'altitude en Nouvelle-Zélande (WHITE, 1974) et en Géorgie (STOLYAROV, 1975), des zones d'af-

fleurement rocheux semi-désertiques du sud-est des Etats-Unis (DUKE et CROSSLEY, 1975) et plus récemment dans un milieu désertique (MISPAGEL, 1978). Comme le souligne ce dernier, une telle variété de milieux et d'espèces apporte des éléments de comparaison intéressants entre les divers paramètres bioénergétiques. Exceptés les deux derniers, la plupart de ces travaux concerne des milieux productifs.

Dans le cadre des études menées sur les écosystèmes pionniers, il nous a semblé intéressant d'étudier la dynamique de population et la bioénergétique de *Myrmeleotettix maculatus* afin de fournir des informations sur le rôle que cette espèce peut jouer dans un écosystème pauvre.

Myrmeleotettix maculatus colonise en effet d'une manière générale les milieux où la végétation et le taux de recouvrement végétal sont faibles : dunes (LENSINK, 1963), landes littorales (GUEGUEN, 1976),

formations de landes pionnières (GUEGUEN, FORGEARD et LEFEUVRE, 1977). On l'a rencontré également dans les milieux dégradés tels que les carrières désaffectées (HEWITT et RUSCOE, 1971) ou en processus de dégradation (en montagne, elle se trouve très fréquemment sur les crêtes piétinées par les moutons).

C'est une espèce aux exigences hydriques xérophiles (GUEGUEN, TOUFFET et LEFEUVRE, 1977) caractérisant les milieux extrêmes.

La technique que nous avons utilisée est celle habituellement présentée dans les études de flux d'énergie dans les populations d'insectes phytophages : on établit un bilan énergétique individuel de l'espèce et l'on combine ces résultats avec ceux provenant des estimations de densité et d'évolution de population afin d'obtenir le flux d'énergie dans la population.

Le but du présent travail est donc d'estimer le bilan énergétique individuel de *Myrmeleotettix maculatus* au cours de son développement. Dans un prochain travail, nous présenterons les résultats concernant l'ensemble de la population (GUEGUEN, 1980 d).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. ÉLEVAGE.

Un certain nombre de paramètres concernant le bilan d'énergie sont déterminés sur le terrain dans des cages disposées dans la station où est effectuée l'étude de population. Dans ces cages permettant de réaliser un élevage dans des conditions semi-naturelles, on place un seul individu. Sa production individuelle est déterminée par pesées tous les deux jours pendant toute la durée de son développement. Les fèces excrétées sont également récupérées dans le fond de la cage et pesées après séchage à l'étuve à 65°.

Une étude du régime alimentaire de l'espèce effec-

tuée au préalable par GUEGUEN et Coll. (1975) a permis de montrer que deux espèces de graminées étaient préférentiellement consommées : *Agrostis setacea* et *Agrostis tenuis*. Ces deux plantes constituent la base de l'alimentation fournie aux individus mis dans ces cages d'élevage.

D'autres élevages visant à mieux approfondir certains aspects de la biologie du développement de *M. maculatus*, ont été réalisés au laboratoire selon les conditions précisées par KELLY-STEBBINGS et HEWITT (1972).

2. RESPIROMÉTRIE.

La consommation d'oxygène des larves et des adultes de *M. maculatus* est mesurée en utilisant le respiromètre différentiel à pression constante de GILSON. Les larves sont groupées dans des fioles de 7 ml, par 8 pour les stades 1, par 5 pour les stades 2 et par 2 pour les stades 3 et 4. Les adultes sont placés individuellement dans ces mêmes fioles. Les mesures sont effectuées à 20° et 40°. Les fioles sont ouvertes toutes les 3 heures afin de rééquilibrer les pressions partielles des gaz. Le volume d'oxygène absorbé par les animaux est mesuré en disposant dans le puits central des fioles un liquide absorbant le CO₂ rejeté : la potasse à 10 %.

Cette dernière maintient le taux d'hygrométrie à 95 % d'H.R.. Une petite grille disposée sur le puits central permet d'éviter tout contact entre les Orthoptères et la potasse. A la fin de l'expérience, ceux-ci sont séchés à 65° et pesés. Les résultats sont exprimés en µl d'O₂ consommés par individu par heure d'une part, et par mg de poids sec par heure, d'autre part. En mesurant l'oxygène consommé par l'animal et en utilisant un facteur de conversion (coefficient oxycalorique) donnant l'équivalent calorifique de l'oxygène utilisé dans la combustion des aliments ingérés, on peut déterminer l'énergie dispensée par l'organisme pour assurer l'ensemble de ses fonctions métaboliques : c'est le coût de maintenance.

Le facteur de conversion doit être évalué en fonction du substrat utilisé par l'organisme. Le quotient

respiratoire (QR) obtenu à partir du catabolisme des hydrates de carbone par KROGH et WEIS-FOGH (1951) chez *Schistocerca* est de 0,82. Le coefficient oxycalorifique est alors de 5,01 kcal par litre d'O₂ (CAREFOOT, 1977), soit 20,961 kJ.

Le coût de maintenance de l'animal au repos est ensuite évalué en multipliant sa consommation d'oxygène par le coefficient oxycalorifique.

3. CALORIMÉTRIE.

Les déterminations de la teneur calorifique des larves et des adultes de *Myrmeleotettix maculatus*, des fèces, des produits d'excrétion urinaires (acide urique), des exuvies et de la nourriture ont été effectuées à l'aide d'une microbombe calorimétrique non adiabatique de GENTRY-WIEGERT selon les conditions d'utilisation indiquées par PHILLIPSON (1964). Le matériel est pressé en pastilles de 15 à 20 mg. Le poids de cendre est déterminé pour chaque série de mesures après combustion des échantillons. Les valeurs calorifiques sont données sur 10 à 15 mesures sont données pour un poids sec à 65° sans cendres.

4. DOSAGE DES PRODUITS URINAIRES (Acide urique essentiellement).

L'acide urique contenu dans les fèces est dosé selon le principe appliqué chez les Insectes par RAZET (1961). Il est déterminé par spectrophotométrie différentielle à 280 μ .

5. ETUDE BIOMÉTRIQUE.

Compte-tenu de l'existence de deux types de stades larvaires femelles chez *M. maculatus*, des mesures morphométriques sont nécessaires pour discriminer les stades larvaires. Elles sont effectuées, sur des sujets endormis au gaz carbonique, en utilisant un appareil mis au point par M.P.J. Gauge et Tool et

C^o de Birmingham (G.-B.) et présenté par BLACKITH et VERDIER (1960). Les mesures ont concerné la longueur du fémur de la patte métathoracique et la largeur de la tête, yeux compris. Elles sont données à 0,05 mm près.

RÉSULTATS

1. DÉVELOPPEMENT LARVAIRE.

Le cycle larvaire de *M. maculatus* s'effectue selon RICHARDS et WALOFF (1954) et LENSINK (1963) en 4 stades dans les deux sexes. Dans les populations naturelles que nous avons étudié dans les formations pionnières de landes situées près de la Station biologique de Paimpont (GUEGUEN et DELAUNAY, 1980 b), il est apparu que si les mâles se développent en 4 stades larvaires, les femelles par contre suivent deux types de développement : un cycle court en 4 stades et un cycle long en 5 stades larvaires. Ces deux types de développement ont été également obtenus dans des conditions d'élevage semi-naturelles ainsi que dans les élevages du laboratoire. Selon HEWITT et ses collaborateurs (comm. pers.) ce phénomène semble exceptionnel dans leurs élevages.

Des mesures concernant la longueur du fémur métathoracique et la largeur de la tête permettent de distinguer biométriquement les stades larvaires femelles se développant en 4 stades larvaires de ceux se développant en 5 stades.

Les mesures sont regroupées dans le tableau 1.

Le développement larvaire des femelles s'effectue selon deux schémas :

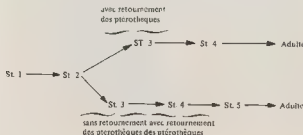


TABLEAU I

Données biométriques des stades larvaires mâles et femelles de *Myrmeleotettix maculatus* Thunb

Mâles	Stade 1		Stade 2		Stade 3		Stade 4	
	F	T	F	T	F	T	F	T
Nb de mesures	40	40	37	37	52	52	36	36
Moyenne mm	2,3	1,14	3,25	1,34	4,54	1,62	6,12	1,94
Erreur standard	± 0,11	± 0,05	± 0,18	± 0,05	0,17	0,06	0,25	± 0,06

Femelles à cycle court	Stade 1		Stade 2		Stade 3		Stade 4	
	F	T	F	T	F	T	F	T
Nb de mesures	39	39	38	38	45	43	65	37
Moyenne en mm	2,30	1,12	3,30	1,36	4,91	1,73	6,71	2,1
Erreur standard	± 0,15	± 0,05	± 0,22	± 0,06	± 0,03	< 0,00	± 0,04	± 0,01
Intervalle de conf. 99,99 %	ND	ND	ND	ND	4,80	ND	6,57	2,06
					5,02		6,85	2,16

Femelles à cycle long	Stade 1		Stade 2		Stade 3		Stade 4		Stade 5	
	F	T	F	T	F	T	F	T	F	T
Nb de mesures	39	39	35	34	43	43	52	52	30	32
Moyenne en mm	2,30	1,12	3,3	1,38	4,36	1,62	5,69	1,92	7,48	2,25
Erreur standard	± 0,15	± 0,05	± 0,03	< 0,00	± 0,03	< 0,00	± 0,04	± 0,01	± 0,06	± 0,02
Intervalle de conf. 99,99 %	ND	ND	3,19	1,35	4,25	ND	5,56	1,87	7,25	2,19
			3,40	1,42	4,48		5,82	1,97	7,70	2,32

F = mesure du fémur métathoracique en mm

T = mesure de la largeur de la tête en mm.

ND = non déterminé.

Le retournement des ptérothèques, c'est-à-dire le passage des ébauches alaires en position dorsale, s'effectue généralement deux stades avant la mue imaginale selon UVAROV (1966). Nous l'avons également observé chez *Chrysoschraon dispar* (GUEGUEN, 1976) ainsi que chez *Mecostethus grossus* (GUEGUEN et LEFEUVRE, 1971). Le retournement des ptérothèques s'effectue chez les femelles à cycle court au 3^e stade et au 4^e stade chez les femelles à cycle long. C'est donc le stade 3 de ces dernières qui constitue un stade surnuméraire puisque les stades 1 et 2 des deux cycles ne sont pas morphologiquement ni biométriquement distinguables.

L'existence de ces deux cycles d'origine génétique

ou liée aux conditions du milieu sera discutée dans la publication suivante (GUEGUEN et DELAUNAY, 1980 b). Les résultats concernant le bilan d'énergie ne concernent que les femelles à cycle long et les mâles, les femelles à cycle court ayant un budget d'énergie sensiblement voisin de celui des mâles.

2. TENEURS CALORIMÉTRIQUES.

Les valeurs énergétiques des œufs, des stades larvaires, des adultes et des exuvies de *M. maculatus* ainsi que celles des fèces de la nourriture ingérée (*Agrostis setacea*) sont présentées dans le tableau 2

TABLEAU 2

Valeurs énergétiques des œufs, des stades larvaires, des adultes et des exuvies de *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.).

Nature de l'échantillon	Cal/mg de poids sec	Joule/mg de poids sec	Nombre de mesures
Oeufs	5,7396 ± 0,030	24,01 ± 0,12	15
St 1 ♂ et ♀	4,8554 ± 0,0777	20,31 ± 0,32	15
St 2 —	4,9846 ± 0,056	20,85 ± 0,23	12
St 3 —	5,0921 ± 0,080	21,30 ± 0,32	13
St 4 ♂	5,2493 ± 0,049	21,96 ± 0,20	14
Adulte ♂	5,2006 ± 0,097	21,76 ± 0,40	7
St 4 ♀	5,1839 ± 0,065	21,68 ± 0,27	10
St 5 ♀	6,2585 ± 0,054	22,00 ± 0,23	9
Adulte ♀ avant maturation	5,2744 ± 0,060	22,06 ± 0,25	5
Adulte ♀ après maturation	5,2786 ± 0,046	22,08 ± 0,19	5
Exuvie ♂ et ♀	5,0105 ± 0,043	20,96 ± 0,18	18
Fèces St 4	4,3796 ± 0,012	18,32 ± 0,05	14
St 3	4,3854 ± 0,027	18,34 ± 0,11	11
Nourriture <i>Agrostis setacea</i>			
Jeune	4,3913 ± 0,25	18,37 ± 0,10	8
Agée	4,4580 ± 0,024	18,65 ± 0,11	13

Valeurs énergétiques des fèces et de la nourriture ingérée *Agrostis setacea*.

Valeurs moyennes en cal/mg et en joule/mg de poids sec. Sans cendre ± Erreur standard.

La valeur énergétique des œufs est élevée et atteint 5,740 cal/mg; elle est en rapport avec la haute teneur lipidique de ce matériel. De même l'équivalent calorifique du tissu de *M. maculatus* s'accroît avec l'âge puisqu'il passe de 4,855 cal/mg pour le stade 1 et atteint une valeur maximale chez l'adulte femelle de 5,279 cal/mg. L'accumulation de corps gras au cours du développement entraîne une aug-

mentation de la valeur calorifique tissulaire. Ainsi la teneur en lipides du stade 1 est de 4,09 %. Elle passe à 4,47 % au stade 2. Par contre, aucune différence significative (test *t* et signification à 99 %) n'est décelable entre les valeurs calorimétriques des femelles avant et après maturation.

L'équivalent calorifique moyen, tous stades confondus, de la substance corporelle de *M. maculatus* est de 5,137 cal/mg. Il est de 5,238 chez *Chorthippus parallelus* (GYLLENBERG, 1969); 5,24 cal/mg chez *Encotolophus sordidus costalis* (BAILEY et RIEGERT, 1973); 5,469, 5,474 et 5,471 cal/mg chez *Aeropedellus clavatus*, *Melanoplus femurrubrum* et *M. sanguinipes* (RIEGERT et VARLEY, 1973); 4,990 cal/mg (avec les cendres) chez *Orthochta brachycnemis* (GILLON, 1973); 5,448 chez *Trimerotropis saxatilis* (DUKE et CROSSLEY, 1975); 5,37-6,48 cal/mg pour *Schistocerca gregaria* (CAREFOOT, 1977). La teneur calorifique moyenne de *M. maculatus* est donc sensiblement égale ou légèrement inférieure aux valeurs fournies par ces différents auteurs.

La quantité d'énergie contenue dans les fèces est sensiblement inférieure à celle de la nourriture ingérée (différence significative à 95 %, test *t* de Student). Cette baisse de la valeur énergétique des excréta est liée, selon PANDIAN et DELVI (1973) à une extraction de l'énergie de la nourriture ingérée, au cours du transit digestif. Elle est évaluée à 15 % chez *Poecillocerus pictus*.

Elle peut également s'expliquer par la présence, dans les fèces, de produits urinaires qui sont, chez les Orthoptères, essentiellement sous forme d'acide urique. Ceci a pu être montré par LAZARIDOU - DIMITRIADOU (1978) chez des organismes qui en contiennent beaucoup comme les Gastéropodes Pulmonés des dunes. L'acide urique a en effet un équivalent calorifique plus faible de 2,719 + 0,19 cal/mg.

Des mesures de la quantité d'acide urique excrétée montrent que les excréta de *M. maculatus* contiennent entre 8,3 et 8,7 mg d'acide urique par gramme de poids sec. Ces teneurs peuvent rendre compte de la baisse de la valeur énergétique des fèces.

3. BILAN PONDÉRAL.

a) Production.

Compte-tenu de la mortalité réduisant le nombre d'individus mis en expérimentation, 3 mâles et 5 femelles ont pu être suivis pendant toute leur vie, dans des cages individuelles disposées sur le terrain où a été effectuée l'étude de population. Les résultats complétés par des données intermédiaires obtenues sur d'autres individus ont permis de déterminer la production de maturation des mâles et de reproduction des femelles. La production de croissance de chaque stade larvaire est calculée en effectuant la différence entre le poids de l'animal après la mue et immédiatement avant la mue suivante. Les productions de maturation et de reproduction sont évaluées en effectuant la différence entre le poids des adultes après la mue imaginale et leur poids maximal.

Les résultats sont groupés dans le tableau 3.

b) Excrétion.

La pesée des fèces récupérées dans les cages individuelles permet de déterminer, pour chaque stade de développement, la quantité de matériel excrété (voir tableau 3).

c) Exuviation.

Un poids moyen d'exuvie est donné pour chaque stade larvaire (tableau 3).

4. CONSOMMATION D'OXYGÈNE.

Les consommations moyennes par individu sont données pour chaque stade mâle et femelle (voir tableau 3). La consommation par mg de poids sec et par heure est en moyenne de 1,90 μ l à 20° et de 6,5 μ l à 40°. Ces valeurs sont inférieures à celles

TABLEAU 3

Bilan pondéral et consommation d'oxygène au cours du développement des mâles et des femelles de *M. maculatus*.

Sexe	Stade	Poids moyen	P	Nb de mesures	Durée du stade larvaire	F	E	Consommation d'O ₂
		Mg poids sec	mg poids sec		jour	mg poids sec	mg poids sec	μ l/h/ind
♂	St 1	1,37	0,7	3	17	ND	0,14	2,51 $\pm$ 0,89
	St 2	2,82	1,55	5	14	6,3 $\pm$ 0,8	0,24 $\pm$ 0,03	6,01 $\pm$ 1,78
	St 3	5,16	3,17	4	14	14,5 $\pm$ 1,7	0,56 $\pm$ 0,03	11,59 $\pm$ 3,18
	St 4	11,16	6,78	6	17	30,3 $\pm$ 5,0	1,1 $\pm$ 0,12	19,41 $\pm$ 5,04
	Adte	14,10	3,6	3	45	126	-	27 $\pm$ 6,5
♀	St 1	1,37	0,7	3	17	ND	0,14	2,51 $\pm$ 0,89
	St 2	2,7	1,55	5	14	6,3 $\pm$ 0,8	0,3 $\pm$ 0,11	6,01 $\pm$ 1,78
	St 3	5,01	2,55	10	14	12,4 $\pm$ 3,1	0,48 $\pm$ 0,05	10,57 $\pm$ 1,32
	St 4	9,65	5,6	13	18	24,1 $\pm$ 3,5	0,83 $\pm$ 0,09	13,72 $\pm$ 5,4
	St 5	17,65	11,43	11	18	45,8 $\pm$ 10,2	1,71 $\pm$ 0,36	23,07 $\pm$ 4,3
	Adte	25,67	12,52	5	36	162	-	52 $\pm$ 10,2

P = Production de croissance des larves ou de reproduction des adultes (moyennes pour un individu).

F = Poids de fèces excrétées (moyennes pour un individu).

E = Poids moyen d'une exuvie.

obtenues par RIEGERT et VARLEY (1973) sur des Acridiens de la prairie canadienne (2,3 à 3,2 $\mu\text{l}/\text{mg}/\text{h}$ à 25°) et par CAREFOOT (1977) chez *Schistocerca* (2,3 μl de poids frais/mg/h, à 32°). Elles sont par contre très proches de celles obtenues par GYLLENBERG (1969) sur une espèce voisine, *Chorthippus parallelus*.

L'intégration de la dépense d'énergie liée à la respiration dans le bilan d'énergie global nécessite de rapporter les consommations horaires d'O₂ à une durée de 24 h. Cette extrapolation implique que l'intensité respiratoire reste, à température égale, identique le jour et la nuit. CAREFOOT (1977) a mesuré, chez *Schistocerca gregaria*, une légère diminution du métabolisme respiratoire pendant la nuit. Néanmoins, selon cet auteur les corrections à effectuer sont négligeables.

5. QUANTITÉ DE NOURRITURE INGÉRÉE AU COURS DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET IMAGINAL.

La consommation est calculée de façon indirecte en tenant compte de la quantité de fèces excrétées, de la production tissulaire, et des pertes métaboliques. L'énergie contenue dans la nourriture ingérée est exprimée en joules (voir tabl. 4) puis en matière sèche à partir de la teneur calorifique de l'aliment.

En tenant compte de la durée moyenne de chaque stade, nous avons pu déterminer la quantité de nourriture nécessaire pour obtenir un imago mâle et femelle, soit respectivement 82,3 mg et 141,5 mg de matière sèche d'*Agrostis setacea* et *Agrostis tenuis*. Une larve femelle consomme au cours de son développement 42 % de plus de nourriture qu'une larve mâle. Cette différence est importante : à titre de comparaison elle est de 22 % chez *Chrysochraon dispar* (GUEGUEN, 1976). Elle est imputable en partie à la présence d'un stade supplémentaire chez les femelles.

La consommation journalière des adultes mâles est de 3,62 mg et celle des femelles de 6,54 mg, soit environ 2 fois plus.

Pour être véritablement comparables entre elles, ces consommations doivent être ramenées à une unité

de poids et de temps : c'est la consommation relative assimilable à l'indice de consommation de WALDBAUER (1968) soit $C/P/T$ ou :

C = Poids sec de matériel ingéré

P = Poids sec moyen de l'individu en mg

T = Durée du stade larvaire en jours.

Les valeurs de cet indice pour chaque stade larvaire et imaginal (excepté pour le stade 1) sont données dans le tableau 4. Elles montrent que la consommation relative varie peu au cours du développement et qu'en 24 heures un individu larvaire ou adulte de *M. maculatus* ingère une quantité de nourriture équivalente au quart de son propre poids.

6. BILAN D'ÉNERGIE.

A partir des équivalents calorifiques de chaque élément du bilan d'énergie de *M. maculatus*, à savoir les œufs, les différents stades larvaires, les adultes mâles et femelles, les exuvies, les fèces et la nourriture ingérée (voir tableau 2), nous avons établi le budget énergétique de *M. maculatus* en multipliant ces valeurs par les données pondérales concernant la production (= P), l'excrétion (= F), l'exuviation (= E), (tableau 3), en intégrant la consommation d'O₂ (= R) et en calculant enfin la consommation totale (= C) grâce à la formule $C = P + F + R + E$.

C = Énergie contenue dans la nourriture ingérée
 P = Énergie liée à la production tissulaire et à la reproduction

F = Énergie rejetée sous forme de fèces et de produits urinaires

R = Énergie liée au coût de la maintenance

E = Énergie contenue dans les exuvies.

Tous les termes de l'équation sont exprimés en joules.

D'après les résultats du tableau 4 nous pouvons conclure que les femelles mangent plus, respirent plus que les mâles et qu'elles ont une production individuelle atteignant presque le double de celle de ces derniers.

TABLEAU 4

Bilan d'utilisation de l'énergie au cours du développement des mâles et des femelles de *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.)

Sexe stade	P	F	R	E	C	Cj	Consommation relative
Unité	J	J	J	J	J	Mg de poids sec	
♂	St 1	14,22	ND	21,46	2,92	ND	ND
	St 2	32,32	115,60	42,32	5,03	195,26	0,76
	St 3	67,54	266,05	80,92	11,75	426,26	1,66
	St 4	148,9	555,96	166,0	23,06	893,92	2,86
	Adte	78,32	2 308,7	611,28	—	3 006,6	3,62
							0,26
♀	St 1	14,21	ND	21,46	2,92	ND	ND
	St 2	32,32	115,60	42,32	5,03	195,26	0,76
	St 3	54,32	227,52	74,45	10,07	366,36	1,42
	St 4	121,45	442,2	124,24	17,4	705,3	2,13
	St 5	251,48	840,36	208,9	35,84	1 336,6	4,04
	Adte	276,06	2 980,7	1 068,6	—	4 322,1	6,54
							0,25

P = Energie stockée sous forme de tissus.

R = Energie utilisée pour la maintenance.

C = Energie de la nourriture ingérée.

F = Energie rejetée sous forme de fèces.

Cj = Quantité de matière sèche ingérée par jour.

ND = Paramètre non déterminé

Il faut environ 1,52 kJ pour produire un adulte mâle et 2,6 kJ pour un imago femelle. Ces valeurs sont toutefois légèrement sous-évaluées puisque nous avons négligé la consommation du premier stade. Pour les adultes mâles et femelles respectivement, 3 kJ et 4,3 kJ sont nécessaires pour assurer leur maintenance et leur fonction de reproduction.

On remarque que la production des imagos mâles n'est pas nulle. Elle s'élève à 0,078 kJ. En effet, après la mue imaginale, pendant la phase de maturation, les mâles subissant une augmentation de poids liée à l'adipogénèse. En ce qui concerne les femelles la production supplémentaire liée à la fonction de reproduction est plus difficile à évaluer car elle est fonction du nombre d'œufs pondus qui varie selon les individus. Cette production déterminée en tenant compte de l'augmentation du poids des adultes femelles est de 0,276 kJ (tableau 4). Elle correspond d'une part à la production de maturation intervenant

après la mue imaginale, laquelle est liée à la mise en place des glandes annexes de l'appareil génital et au développement du tissu adipeux, et d'autre part à la production des œufs. Cette dernière peut être évaluée en mesurant l'énergie contenue dans une oothèque, soit 0,150 kJ (tableau 5). Si la production de maturation reste sensiblement stable au cours de la vie imaginale, la production de reproduction varie selon le nombre d'oothèques pondues.

L'ensemble des résultats regroupés dans le tableau 4 nous montre qu'en valeur absolue le bilan d'énergie des mâles est différent de celui des femelles d'un facteur dont l'ordre de grandeur est de 1,4-1,7 pour la plupart des paramètres étudiés. La présence d'un stade larvaire supplémentaire dans le développement des femelles et le maintien d'une production de reproduction permet de rendre compte de cette différence.

Par contre, si l'on considère comment les mâles

TABLEAU 5

Poids des œufs et valeur énergétique d'un œuf et d'une oothèque (gangue non comprise) de *M. maculatus*

		Erreur standard	Nombre de mesures
Poids frais d'un œuf en mg	4,40	± 0,101	30
Poids sec d'un œuf en mg	1,418	± 0,037	30
Teneur en eau en %	68	—	—
Teneur calorifique en cal/mg en j/mg	5,7396 24,01	± 0,030 ± 0,12	15
Energie contenue dans un œuf en cal. en j.	8,14 34,06	—	—
Nombre d'œufs dans une oothèque	4,45	± 0,05	200
Energie contenue dans une oothèque en cal. en j	36,22 151,54	—	—

et les femelles de *M. maculatus* utilisent au cours de leur développement, l'énergie contenue dans la nourriture, le schéma ci-après (fig. 1) montre que la répartition de l'énergie dans les différents postes du bilan est sensiblement identique dans les deux sexes.

De la quantité initiale d'énergie nécessaire à son développement et fournie à l'animal sous forme d'aliment, un individu mâle de *M. maculatus* en rejette 72 % pour les fèces et les produits urinaires, 1 % pour les exuvies, 20 % sont utilisés pour assurer les fonctions métaboliques et seulement 7 % pour la production tissulaire.

Pour un individu femelle, l'énergie rejetée sous la forme de fèces est plus faible en valeur relative (66 %), la perte d'énergie liée au coût de maintenance est légèrement plus élevée (22 %). Par contre, la part d'énergie utilisée pour la production de croissance et de reproduction est plus importante (11 %).

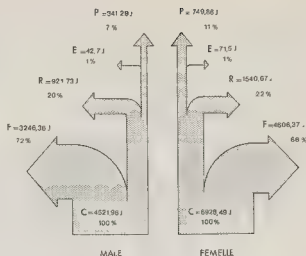


Fig. 1. — Utilisation au cours du développement de l'énergie mise à la disposition des mâles et femelles de *Myrmelotettix maculatus* Thunb.

C = Consommation; F = Fèces; R = Respiration; E = Exuviation; P = Production

Les valeurs sont exprimées en joule transformables en calorie en les divisant par 4,184.

7. EFFICACITÉ DES TRANSFERTS D'ÉNERGIE.

Le coefficient de digestibilité A/C au cours du développement larvaire est égal à 37 % (tableau 6).

TABLEAU 6

Evolution du coefficient de digestibilité A/C et des principaux paramètres de la production : rendement écologique de croissance (P/C), rendement de croissance tissulaire (P/A) au cours de la vie larvaire et adulte de *Myrmelotettix maculatus* (Thunb.).

Coefficient	A C %	P C %	P A %
Stade			
St 2 ♀ et ♂	40,8	16,5	40,5
St 3 ♂	37,6	15,8	42,2
St 3 ♀	37,9	14,8	39,1
St 4 ♂	37,9	16,6	43,9
St 4 ♀	37,3	17,2	46,2
St 5 ♀	37,1	18,8	50,7
Adte ♂	23,2	2,6	11,2
Adte ♀	31,1	6,4	20,6

Il est plus élevé chez les jeunes stades (41 %) et baisse chez l'adulte femelle (31 %) et surtout chez le mâle (23 %).

Le rendement écologique de croissance (P/C) (tabl. 6) varie de 15 à 19 % chez les larves. Il atteint des taux très bas chez les imagos mâles (3 %) où la production tissulaire est très ralentie et limitée à la phase de maturation. Chez la femelle adulte, le maintien d'une production de reproduction fait passer le taux de conversion de la nourriture ingérée à un niveau plus élevé (7 %).

Le rendement de croissance tissulaire P/A (tabl. 6) augmente de 40 % à 51 % respectivement du premier stade larvaire au dernier. Au stade imaginal, la baisse de l'efficacité de conversion de l'assimilation en matière vivante (11 % pour les mâles et 21 % pour les femelles), traduit le fait qu'une fraction plus importante du matériel digéré est utilisée par la respiration aux dépens de la croissance tissulaire. Ainsi, un dernier stade larvaire femelle consomme $1,3 \mu\text{l/h/mg d'O}_2$, alors qu'une femelle adulte en utilise $2 \mu\text{l/h/mg}$.

Le rapport P/R, indiquant la part de production (P) par rapport au coût de maintenance dans les dépenses énergétiques liées au métabolisme (R), est en pourcentage égal à 41 % chez les mâles et 53 % chez les femelles. Ainsi les pertes d'énergie dues à la respiration sont plutôt le fait de l'élaboration de tissus nouveaux chez les femelles alors que chez les mâles, les dépenses liées à l'activité et à la maintenance restent prépondérantes.

DISCUSSION

Les résultats obtenus proviennent d'expériences réalisées à partir d'individus placés dans des cages d'élevage disposées sur le terrain dans un milieu correspondant au biotope préférentiel de *M. maculatus* dans les landes de la région de Paimpont. La détermination de la consommation d'oxygène a été effectuée au laboratoire.

La validité de ces estimations reste discutable. La difficulté d'obtenir des résultats continus sur un même individu élevé en conditions semi-naturelles explique le nombre relativement restreint de certaines mesures individuelles. Quelques paramètres n'ont pas été déterminés avec la précision voulue. Ainsi la petitesse des fèces excrétées par les stades I n'a pas permis d'évaluer le poids d'excréments rejetés par ce stade. Néanmoins, cette sous-estimation du facteur F, inférieure à 2 %, reste faible.

A ce propos la contribution des produits d'excrétion au poids des excréta, estimée en ce qui concerne l'acide urique à 0,87 %, doit être considérée comme négligeable, d'autant plus que la transformation en équivalent calorifique du poids de matériel excrété tient compte de la présence des composants urinaires.

La respiration est déterminée à partir de la consommation d'oxygène à la température constante de 20°. Les animaux placés dans les fioles respirométriques sont nécessairement sous la contrainte du confinement et de conditions très artificielles d'humidité et de température assez éloignées des conditions naturelles.

Tous les auteurs précédemment cités dans cette note s'accordent à reconnaître qu'il est difficile de déterminer les pertes métaboliques liées à l'activité d'un organisme vivant en les plaçant dans de telles conditions.

Toutefois il s'agit ici d'animaux qui subissaient déjà une partie de ces contraintes au moins au niveau du manque d'activité puisqu'ils vivaient auparavant dans une cage d'élevage. Les imprécisions que l'on peut relever dans l'établissement du budget énergétique individuel de *M. maculatus* ne s'écartent pas notablement de celles signalées par d'autres auteurs. Ce constat nous autorise à effectuer quelques comparaisons entre nos résultats et ceux obtenus sur les Orthoptères et d'autres insectes phytophages ainsi que sur des insectes kérotophages.

La comparaison en valeur absolue des résultats obtenus sur le bilan énergétique de *M. maculatus* avec ceux fournis par d'autres auteurs est rendue difficile par le fait qu'ils ont travaillé sur des espèces

différentes. Il est par contre intéressant de confronter certains paramètres comme la digestibilité et les coefficients d'efficacité de conversion de la nourriture ingérée, car ils ont une valeur comparative plus importante et qu'ils traduisent sur le plan physiologique, comme le soulignent SOO HOO et FRAENKEL (1966), la capacité d'un animal à croître sur une nourriture donnée. Ainsi le coefficient de digestibilité de *M. maculatus* a une valeur voisine de celle obtenue par MUTHUKRISHNAN et DELVI (1973) chez *Oxya velox* (36-39 %). Il est supérieur à celui évalué par moi-même chez un autre Orthoptère : *Chrysocraon dispar* GUEGUEN (1976) ou par d'autres auteurs : 20 % chez *Orthocentrus brachycnemis* par GILLON (1973), 20-39 % chez *Chorthippus parallelus* par GYLLENBERG (1969), 26 % chez *Encoplopus sordidus* par BAILEY et RIEGERT (1972), 20 % pour *Parapleurus alliaceus* élevé sur *Miscanthus sinensis* par MATSUMOTO (1971).

Cette efficacité d'assimilation de la nourriture ingérée est inférieure toutefois à celle déterminée par CAREFOOT (1977) qui a montré qu'elle atteint chez *Schistocerca* des valeurs allant de 44 à 67 %. CHLODNY (1969) estimant que toutes les valeurs du coefficient de digestibilité en dehors de l'intervalle de 30-40 % doivent être considérées comme erronées, il faut préciser que plusieurs auteurs déterminent comme nous l'avons fait sur *C. dispar*, le coefficient de digestibilité en terme de poids sec et non en terme d'énergie.

En effet, la quantité d'énergie assimilée peut être plus importante lorsque l'animal rejette des fèces riches en produits urinaires dont la faible teneur calorifique a pour effet d'abaisser la valeur énergétique de l'excrément et d'augmenter l'assimilation puisque $A = C - F$.

Le coefficient de digestibilité varie chez *M. maculatus* en fonction de l'âge. Il est plus élevé chez les jeunes larves que chez les adultes (tableau 6); GYLLENBERG (1969) relie ce phénomène à la haute activité métabolique des jeunes stades. Nous considérons pour notre part que cette plus grande efficacité des jeunes individus à assimiler la nourriture qu'ils ingèrent est liée à un changement de qualité de la nour-

riture, celle-ci passant au début de la croissance des plantes d'une teneur plus élevée en protéines facilement assimilables à une teneur plus faible en protéines solubles.

D'autres facteurs comme la température peuvent intervenir ainsi que l'ont montré MUTHUKRISHNAN et DELVI (1973) : « l'augmentation de la température permet de faciliter le passage de la nourriture à travers la paroi intestinale, augmente la sécrétion et l'activité des enzymes digestives et rend plus efficace l'assimilation ». De même, comme nous l'avons montré chez *Tinea pellionella* CHAUVIN et GUEGUEN (1978), une diminution de l'hygrométrie entraîne une baisse de digestibilité. Ces facteurs peuvent jouer sur l'efficacité de la digestion, un rôle difficile à apprécier dans nos conditions d'élevage semi-naturelles.

Parmi les autres phytophages, les Orthoptères ont, d'une manière générale, des rendements d'assimilation beaucoup plus faibles. Ainsi, chez le Coléoptère chrysomélide *Melasma collaris*, des taux de 65 à 77 % ont été calculés par HÄGVAR (1975). Chez *Sitophilus granarius* (Coléoptère Curculionide), le coefficient de digestibilité varie de 74 à 76 % (CAMPBELL et al. (1976). Cette faible capacité à digérer la nourriture ingérée par les Orthoptères est due à la nature graminéenne de leur régime alimentaire.

En étudiant le bilan d'énergie d'un Lépidoptère kératophage, CHAUVIN et GUEGUEN (1978) ont trouvé des coefficients d'énergie métabolisable de 59,4 %, très élevés par rapport aux Orthoptères.

Le rapport P/C trouvé pour les larves et les adultes de *M. maculatus* se situe dans la gamme de valeurs déterminées lors d'études effectuées sur les populations d'Orthoptères, c'est-à-dire entre 6 et 15 %. Il est moins élevé que chez les larves de *Schistocerca gregaria*, 31 %, CAREFOOT, 1977, ainsi que chez *Oxya velox* élevé à 27 °C, MUTHUKRISHNAN et DELVI (1973).

A titre de comparaison, les larves de Tinéides élevées dans des conditions hygrométriques favorables ont une efficacité de stockage de l'énergie ingérée de 26,2 %, CHAUVIN et GUEGUEN (1978).

Pour leur développement, un mâle et une femelle de *M. maculatus* prélèvent sur la production pri-

maire, respectivement 4,5 kJ et 6,9 kJ de nourriture. Une partie importante de cette énergie, 3,2 kJ et 4,6 kJ est rejetée sous forme de fèces et pourra être utilisée par les décomposeurs. La production de matière animale est faible puisqu'elle ne dépasse pas 0,34 kJ pour un mâle et 0,75 kJ pour une femelle, soit environ 10 % de l'énergie consommée.

Ces données concernent le bilan énergétique individuel de *M. maculatus*. En intégrant les résultats de l'étude de population que nous avons réalisée sur cette espèce dans un site pionnier de landes armoricaines, nous établirons dans un prochain travail le bilan énergétique de *M. maculatus* à l'échelle d'une population.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILEY (C.G.) et RIEGERT (P.W.), 1973. — Energy dynamics of *Encoptolophus sordidus costalis* (Scudder), Orthoptera: Acrididae, in a grassland ecosystem. *Can. J. Zool.* **51**, 91-100.
- BLACKITH (R.F.) et VERDIER (M.), 1960. — Quelques nouvelles techniques utilisables en analyse morphométrique chez les Acridiens. Utilisation du fémur antérieur pour diverses discriminations. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **65**, 260-273.
- CAMPBELL (A.), SINGH (N.B.) et SINHA (R.N.), 1976. — Bioenergetics of the granary weevil, *Sitophilus granarius* (L.) Coleoptera Curculionidae. *Can. J. Zool.*, **54**, 786-798.
- CAREFOOT (T.H.), 1977. — Energy partitioning in the Desert Locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *Acrida*, **VI**, n° 2, 85-107.
- CHAUVIN (G.) et GUEGUEN (A.), 1978. — Développement larvaire et bilan d'utilisation d'énergie en fonction de l'hygrométrie chez *Tinea pellionella* L., Lepidoptera Tineidae. *Can. J. Zool.*, **56**, 2176-2185.
- CHLODNY (J.), 1969. — The energetics of Larval development of two species of grasshoppers from the genus *Chorthippus* (Fieb.), *Ekol. Pol.* série A. **17**, n° 23, 391-407.
- DUKE (K.M.) et CROSSLEY (Jr.), 1975. — Population energetics and Ecology of the rock grasshoppers *Trimerotropis saxatilis*, *Ecology*, **56**, n° 5, 1106-1117.
- GILLON (Y.), 1973. — Bilan énergétique de la population d'*Orthochtha brachycnemis* Karsch, principale espèce acridienne de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire), *Ann. Univ. Abidjan*, Série E, Tome VI, p. 105-125.
- GUEGUEN (A.), et LEFEUVRE (J.C.), 1971. — Données biologiques et écologiques sur *Mecostethus grossus* L. Orthopt. *Bull. Soc. Zool. France*, **96**, n° 3.
- GUEGUEN (A.), CHEROUVRIER (A.), LEFEUVRE (J.C.), 1975. — Essai de détermination du régime alimentaire d'animaux herbivores à l'aide de phytolithes siliceux des Graminées et des Cypéracées. II — Application à l'étude du régime alimentaire des Orthoptères acridiens. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **281**, série D, 929-932.
- GUEGUEN (A.), 1976. — Recherches écologiques sur les Orthoptères des zones d'inculture de basse altitude; cas particulier de *Chrysocraon dispar* (Germ.) Thèse doct. III^e cycle, Rennes, 176 + 44 p.
- GUEGUEN (A.), TOUFFET (J.), LEFEUVRE (J.C.), 1977. — Répartition d'un peuplement orthoptérologique en fonction des unités de végétation dans une séquence de lande. *Botanica Rhodonica*, série A, n° 15, p. 19-27.
- GUEGUEN (A.), TOUFFET (J.), LEFEUVRE (J.C.), 1977. — Dynamisme de la végétation et évolution des peuplements orthoptérologiques en zones d'inculture. *Botanica Rhodonica*, série A, n° 15, 43-49.
- GUEGUEN (A.) et DELANAY (G.) 1980 b. — Ecologie et bioénergétique d'une population de *Myrmeleotettix maculatus* Thunb. Orthopt. Acrididae dans une formation pionnière de lande armoricaine. II — Etude comparée d'une population dans un site non perturbé et dans une zone incendiée, *Bull. Soc. Ecologie*, sous presse.
- GUEGUEN (A.), 1980 d. — Ecologie et bioénergétique d'une population de *Myrmeleotettix maculatus* Thunb. Orthopt. Acrididae, dans une formation pionnière de lande armoricaine. III — Etude bioénergétique comparée de deux populations. *Bull. Soc. d'Ecologie*, sous presse.
- GYLLENBERG (G.), 1969. — The Energy flow through a *Chorthippus parallelus* (Zett.), Orthopt. population on a meadow in Tvarminne, Finland. *Acta Zool. Fenn.*, **123**, 1-74.
- HÄGVAR (S.), 1975. — Energy budget and growth during the development of *Melasma collaris* Coleopt., *Oikos*, **26**, 140-146.
- KELLY-STEBBINGS (A.F.), et HEWITT (G.M.), 1972. The laboratory breeding of British Gomphocerinae grasshoppers (Acrid. Orthoptera), *Acrida*, **1**, 233-245.
- KROGH (A.) et WEIS-FOGH (T.), 1951. — The respiratory exchange of the desert locust *Schistocerca gregaria* before, during and after flight. *J. Exp. Biol.*, **28**, 344-357.

- LAZRIDOU-DIMITRIADOU, 1978. — Contribution à l'éco-physiologie d'un gastéropode pulmoné d'uncoile *Euparypha pisana* (Muller) du littoral armoricain, Thèse III^e cycle Univ. Rennes, 279 p.
- LENSINK (B.M.), 1963. — Distributional ecology of some Acrididae (Orthoptera) in the dunes of voorne Netherlands, *Tijdschrift Voor Entomologie*, **106**, 8, 357-443.
- MATSUMOTO (P.), 1971. — Estimation of population productivity of *Parapleurus alliaceus* (German.) on a *Miscanthus sinensis* (Anders.) grassland. II — Population productivity in term of dry weight. *Oecologie* (Berl.), **7**, 16-25.
- MISPAGEL (M.E.), 1978. — The Ecology and bioenergetics of the acridid grasshopper *Boottettix punctatus* on creosote bush *Larrea tridentata* in the Northern Mojave Desert. *Ecology*, **59**, 4, 779-788.
- MUTHUKRISHNAN (J.) et DELVI (M.R.), 1973. — Bioenergetics of a Tropical Grasshopper, *Indian J. Exp. Biol.*, **11**, 541-544.
- PANDIAN (T.J.) et DELVI (M.R.), 1973. — Energy extraction efficiency in some chosen insects, *Oecologia*, **13**, 397-401.
- PHILLIPSON (J.), 1964. — A miniature bomb calorimeter for small biological samples, *Oikos*, **15**, 130-139.
- RAZET (P.), 1961. — Recherches sur l'uricolylse chez les insectes. *Bull. Soc. Sci. Bretagne*, p. 1-206.
- RICHARDS (O.W.) et WALOFF (N.), 1954. — Studies on the biology and population dynamics of british grasshoppers. *Bull. Antilocust*, **17**, 1-182.
- RIEGERT (P.W.) et VARLEY (J.L.), 1973. — Above-ground invertebrates: II — Population dynamics and biomass production of grasshoppers, Matador Project I.B.P. Univ. of Sask., Techn. Report n° 16, 1-39.
- SMALLEY (A.E.), 1960. — Energy flow of a salt marsh grasshopper population, *Ecology*, **41**, n° 4, 672-677.
- SOO (C.F.) et FRAENKEL (G.), 1966. — The selection of food plant in a polyphagous insect, *Prodenia eridiana* Cramer, *J. Insect Physiol.*, **12**, 693-709.
- STOLYAROV (M.V.), 1975. — Essai d'utilisation du principe énergétique pour la détermination de la végétation consommée par les Orthoptères dans les pâtûres de Hautes Montagnes, *Ekologija*, **6**, n° 1, 5-9, en russe.
- HEWITT (G.M.) et RUSCOE (C.), 1971. — Changes in microclimate correlated with a cline for B chromosomes in the grasshopper *Myrmeleotettix maculatus* Thunb. *J. Anim. Ecol.*, **40**, 753-65.
- UVAROV (B.), 1966. — A handbook of general acridology Vol. I, Cambridge University Press. London New York, pp. 229-288.
- WALBAUER (G.P.), 1968. — The consumption and utilization of food by Insects, in *Advances in Insect Physiology*, Vol. 5. Editeurs J.W.L. BEAMENT; J.E. TREHERNE and V.B. WIGGLESWORTH, Academic Press.
- WIEGERT (R.G.), 1965. — Energy dynamics of the grasshopper populations in old field and alfalfa field ecosystems, *Oikos*, **16**, n° 1-2, 161-176.
- WHITE (E.G.), 1974. — Grazing pressures of grasshoppers in an alpine tussock grassland, *N.Z. Journal of Agric. Res.*, **17**, 357-372.

ÉCOLOGIE ET BIOÉNERGÉTIQUE D'UNE POPULATION DE *MYRMELEOTETIX MACULATUS* THUNB (ORTHOPT. ACRIDIDAE) DANS UNE FORMATION PIONNIÈRE DE LANDE ARMORICAINE

II. — DYNAMISME D'UNE POPULATION DE *M. MACULATUS* DANS DEUX SITES DE LANDES PIONNIÈRES DE LANDE ARMORICAINE

par A. GUEGUEN et G. DELAUNAY

INTRODUCTION

Myrmeleotetix maculatus est un Orthoptère que l'on rencontre fréquemment dans des milieux extrêmes caractérisés par une végétation éparse. Les habitats occupés par l'espèce sont malgré tout très variés : complexe dunaire en bordure de la Mer du Nord (LENSINK, 1963), landes littorales de la côte bretonne (GUEGUEN, 1976), formations pionnières des landes de Bretagne intérieure (GUEGUEN, FORGEARD et LEFEUVRE, 1977). En montagne, dans les Alpes du Sud, nous l'avons retrouvé sur des crêtes d'altitude entre 2 000 et 2 500 m où pousse la maigre toundra de montagne de l'étage alpin. DREUX (1962) a également recensé *M. maculatus* dans les Alpes sur des pelouses rases et bien exposées au soleil ainsi que sur des crêtes très ventées (DREUX, 1972), (LUQUET et DU MERLE, 1978) signalent également la présence de l'espèce au Mont Ventoux dans des

biotopes très contrastés. On l'a rencontrée aussi dans des milieux dégradés tels que d'anciens déblais d'exploitations minières (HEVITT et RUSCOE, 1971).

Il s'avère que les caractéristiques communes des différents habitats colonisés par *M. maculatus* semblent être d'après ces auteurs, la sévérité et le contraste des conditions écologiques.

Les exigences hydriques de cette espèce dans les zones d'inculture de Bretagne sont très nettement xérophiles (GUEGUEN, TOUFFET et LEFEUVRE, 1977).

Une étude plus fine de la microzonation en fonction de la structure de végétation a montré que *M. maculatus* est l'Orthoptère caractéristique des pelouses rases et ouvertes des formations pionnières des landes armoricaines (GUEGUEN et coll., 1977). C'est pourquoi nous avons réalisé, dans le cadre des recherches effectuées à Rennes sur les écosystèmes pionniers, une étude autoécologique sur cet Acridien afin de mieux appréhender la dynamique de popula-

tion d'un phytophage dominant dans ce type de biotope.

De nombreuses landes ont brûlé pendant l'été 1976, en particulier dans la région de Paimpont. Ces incendies ont profondément modifié le paysage des landes et des formations pionnières. La recolonisation végétale qui s'en est suivie a fait et continue de faire l'objet de plusieurs travaux (FORGEARD-TOUFFET, 1980), et (GLOAGUEN et GAUTIER, 1980). La restauration des peuplements de divers invertébrés est également à l'étude. En ce qui concerne les Orthoptères nous avons analysé les modifications subies par le peuplement orthoptérologique après le passage du feu (GUEGUEN et coll., 1980).

Dans ce travail nous abordons l'étude plus fine des mécanismes de la recolonisation sous l'aspect dynamique de population en comparant l'évolution de la population de *M. maculatus* dans une formation pionnière non perturbée par l'incendie avec celle d'un site ayant subi l'effet du feu.

1. — SITES D'ÉTUDE

— La première zone d'étude de 0,3 ha de superficie se situe au lieu-dit Lorgetil à quelques centaines de mètres de la Station biologique de Paimpont, sur un versant de la vallée de l'Aff. La pente, d'environ 10°, est orientée de sud à sud-ouest.

Le sol y est le plus souvent inexistant. Sur la roche nue se développent des lichens encroûtants ou foliacés. Dès que le sol se forme sur quelques centimètres un lichen fruticuleux *Cladonia impexa* constitué de grandes plaques de 3 à 5 cm d'épaisseur représentant 70-80 % du recouvrement alternent avec des zones de sol nu colonisées parfois par des mousses, et une crassulacée *Sedum anglicum*. Les graminées sont représentées surtout par *Festuca trachyphylla* et *Agrostis tenuis* lorsque le sol devient plus profond. En bas de pente sur des sols plus épais les graminées deviennent dominantes et *Agrostis setacea* remplace *F. trachyphylla*. La zone étudiée est

ceinturée par des formations hautes d'*Ulex europaeus* et de *Sarothamnus scoparius*.

— La deuxième zone d'étude d'une superficie de 0,25 ha est située à quelques kilomètres plus à l'ouest. Dans cette lande qui s'est installée sur des pentes orientées NE-SO dénommées Buttes de Tiot, CLÉMENT B. et TOUFFET (1977) et GUEGUEN A. et coll., 1977, ont défini 9 unités de végétation à partir des données floristiques : les groupements pionniers muscinolichéniques, les groupements pionniers à *Sedum anglicum*, une pelouse ouverte correspondant à une formation rase dominée par les graminées, une pelouse fermée dominée par *Agrostis setacea* où apparaissent *Erica cinerea* et *Ulex europaeus*, une lande sèche, une lande mésophile moyenne à *Erica ciliaris*, *Ulex minor* et *Molinia caerulea*, une lande mésophile à Fougère et à Molinie, une lande mésophile haute et enfin une lande mésophile évoluée à espèces présylvatiques.

Ne sont représentées dans notre zone d'étude que les 3 premières unités de végétation. Elles constituent comme à Lorgetil une formation pionnière de landes. Cette lande des Buttes de Tiot a subi plusieurs incendies importants en 1976. Ces derniers ont mis le sol à nu, l'érosion laissant apparaître des zones de ravinement. Nos collègues botanistes suivent actuellement la recolonisation végétale de ces landes brûlées. Un an après le feu, FORGEARD et TOUFFET (1979) montrent que la strate muscinale commence à se développer et que la couverture végétale est essentiellement assurée par deux espèces, mais qui sont différentes au cours de l'année. Ainsi, pendant la période qui nous intéresse, c'est-à-dire de mai à octobre, dominent successivement *Aira praecox* et *Sedum anglicum*; *Aira praecox* et *Agrostis tenuis* et *Sedum anglicum*.

2. — DONNÉES MICROCLIMATIQUES

Ces milieux pionniers sont caractérisés par des variations extrêmes annuelles et journalières, des con-

ditions thermiques et hydriques. L'amplitude thermique atmosphérique moyenne annuelle est de 20,4 °C (FORGEARD, 1977). En été, on observe un échauffement très important du sol tant en surface (37,5 °C) qu'à 5 cm de profondeur. Au cours d'un nyctémère la couverture de *Cladonia* joue sur la température un « effet tampon » relativement faible au cours de la journée. Par contre, la nuit, elle évite un refroidissement brutal des couches superficielles du sol (DELETTRE, 1976).

L'hygrométrie atmosphérique est toujours supérieure à 90 % la nuit même au cours de l'été. Les valeurs minimales de 30 % sont atteintes l'été (FORGEARD, 1977). Les conditions hydriques édaphiques présentent des amplitudes de variations extrêmes puisqu'en hiver, le sol est gorgé d'eau (pF 2,5) alors qu'en été le substrat subit une dessiccation très sévère qui dépasse le point d'« hygroscopie maximale » (pF 4,7). DELETTRE (1976) et TREHEN et coll. (1978) estiment que les variations saisonnières du régime hydrique et hydrologique ne sont pas sans rappeler celles d'une mare ou d'une flaque semi-permanente.

3. — COMPOSITION

DU PEUPLEMENT ORTHOPTÉROLOGIQUE

Une étude préliminaire des espèces accompagnatrices du site de la Butte de Tiot par GUEGUEN et coll. (1977) a permis de recenser 13 espèces d'Orthoptères dans les 9 unités de végétations précédemment définies. Mais compte tenu de la répartition de ces espèces en fonction du degré hygrométrique, de la structure de végétation et de l'inféodation de certaines d'entre elles à une plante, 5 espèces seulement colonisent totalement ou temporairement la formation pionnière de landes faisant l'objet de notre étude.

Ainsi, avant l'incendie, le peuplement orthoptérologique de la Butte de Tiot était composé, dans les groupements pionniers et les pelouses ouvertes à

Agrostis tenuis et *Festuca trachyphylla*, de :

<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	76 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	19 %
<i>Oedipoda coerulescens</i>	4 %
<i>Platycleis denticulata</i>	< 1 %
<i>Chorthippus binotatus</i>	< 1 %

Des proportions sensiblement identiques retrouvées à Lorgerril montrent que *M. maculatus* est l'espèce dominante de ce type de biotope. *S. stigmaticus* est également assez fréquemment rencontrée bien qu'elle soit plutôt caractéristique des pelouses fermées à *Agrostis setacea* qui jouxtent habituellement les formations pionnières. *Oedipoda coerulescens* ne se retrouve dans les landes de Paimpont que dans ces milieux extrêmes mais elle n'est jamais très abondante en Bretagne. *P. denticulata* peut être temporairement rencontrée en bonne densité au stade larvaire car les femelles pondent dans les mousses, PESSON (1940), mais les adultes fréquentent plus communément les touffes d'ajoncs.

4. — TECHNIQUES D'ÉTUDES

Mode de prélèvement.

Les orthoptères sont prélevés à l'aide d'un cadre démontable constitué d'une armature métallique de 1,74 m × 1,74 m et de 0,8 m de haut soutenant une toile délimitant une surface de 3 m². L'ensemble correspond à un biocénomètre sans toit. Les conditions d'utilisation de cet appareil ont été discutées par GILLON Y. et GILLON D. (1967).

Le cadre doit être déposé très rapidement sur le sol, une jupe de tissu de 20 cm fixée à la base permet d'éviter les fuites vers le bas. Les individus adultes récoltés sont comptés et relâchés sur place. Les larves ramenées au laboratoire afin d'y être mesurées et sexuées sont, ensuite relâchées à l'emplacement de leur capture.

L'aire de 3 m² correspond à la surface maximale

que l'on puisse utiliser manuellement sans rencontrer trop de difficultés de manipulations.

Mode d'échantillonnage.

Dans chaque population étudiée, 16 prélèvements de 3 m², soit une surface échantillonnée de 48 m², sont réalisés sur les mêmes emplacements, une fois par semaine et pendant toute la période allant de la mi-mai, c'est-à-dire dès le début des éclosions, jusqu'à la fin octobre.

Ceci pendant les années 77, 78 et 79 pour ce qui concerne la population de Lorgetil, 78 et 79 pour celle des Buttes de Tiot. Les densités hebdomadaires de chaque stade sont ramenées à une surface standard de 100 m².

Technique de marquage.

Les marques ont été faites à la peinture sur le pronotum en employant une couleur par semaine et un code permettant de reconnaître individuellement les spécimens marqués. Ces expériences de marquage ayant pour but d'évaluer les déplacements des animaux, nous avons quadrillé la zone étudiée à l'aide de piquets puis cartographié celle-ci après avoir répertorié les principaux repères de végétation, touffes de graminées et massifs d'ajoncs. A chaque reprise l'identité de l'individu, le lieu de capture, la provenance, la direction suivie, la distance parcourue sont relevés.

RÉSULTATS

A) CINÉTIQUE DE LA POPULATION.

RYTHME DES ÉCLOSIONS.

En 1978, les éclosions sont maximales dans les sites de Lorgetil et de Tiot vers le 25 mai. Elles se

continuent jusqu'au 12 juin dans le 1^{er} site et se terminent une semaine plus tôt sur le 2^e site. La période d'éclosion est donc moins étalée dans le temps à Tiot où les premiers stades sortent tous presque en même temps. Ainsi le niveau maximal de la population (4,6 ind/m²) coïncide avec celui atteint par les éclosions (fig. 1 et 2). A Lorgetil, le recrutement de stade 1 se continue alors que des changements de stade apparaissent dans la population. Le niveau maximal atteint par la population (4,7 ind/m²) ne coïncide plus avec celui des éclosions (fig. 1 et 2).

En 1979, les éclosions sont plus précoces qu'en 1978, puisqu'elles atteignent dans les 2 sites un maximum le 18 mai mais on retrouve comme l'année précédente des différences stationnelles dans la phénologie des éclosions :

— celles-ci sont moins étalées dans le temps à Tiot puisqu'on ne retrouve plus de stade 1, après le 19 juin, sur ce site, alors qu'à Lorgetil il y a encore 0,43 ind/m² au stade 1 le 25 juin;

— elles apparaissent à Lorgetil sous la forme de 2 pics à un mois d'intervalle (fig. 1 et 2). Ces 2 périodes de sortie de jeunes stades ne sont pas visibles sur les courbes d'évolution de densité de stade 1, car le recrutement d'individus nouveaux par les éclosions est masqué par les pertes, dues aux mortalités et aux mues des individus. Le phénomène apparaît par contre sur la courbe de population totale qui prend en compte les changements de stade.

Les 2 stations étant géographiquement très voisines, il semble que les conditions microclimatiques du milieu jouent un rôle important sur le déroulement des éclosions et sur les différences observées dans les 2 sites.

Influence de la température.

Les éclosions sont en relation avec l'augmentation de température observée dans le sol (fig. 3) pendant le mois de mai. Ainsi la précocité des éclosions

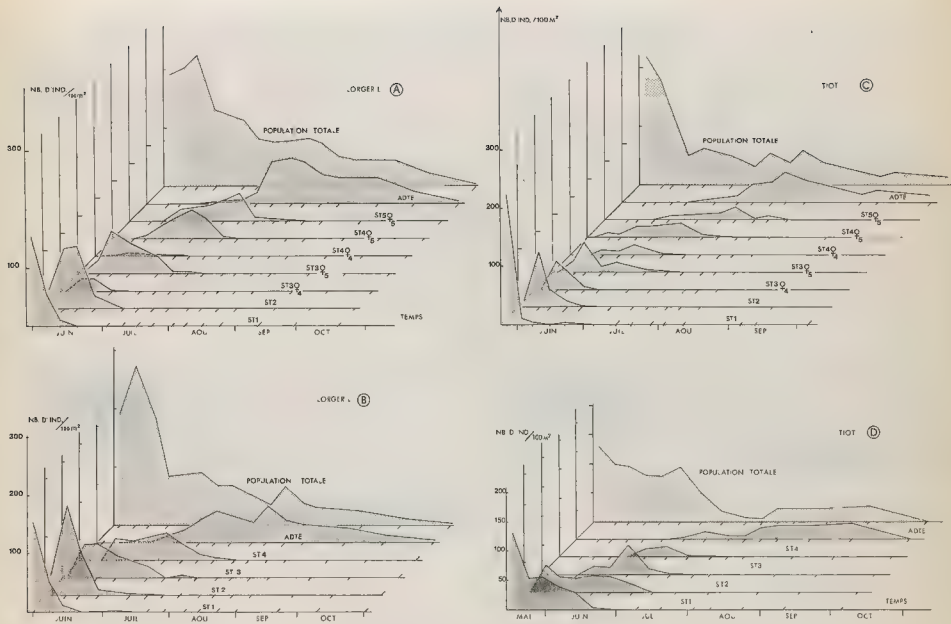


FIG. 1. — 1978 : Evolution et structure des populations de *Mymeotettix maculatus* (Thunb).

A, B : population femelle et mâle de Lorgerril.

C, D : population femelle et mâle de Tiou.

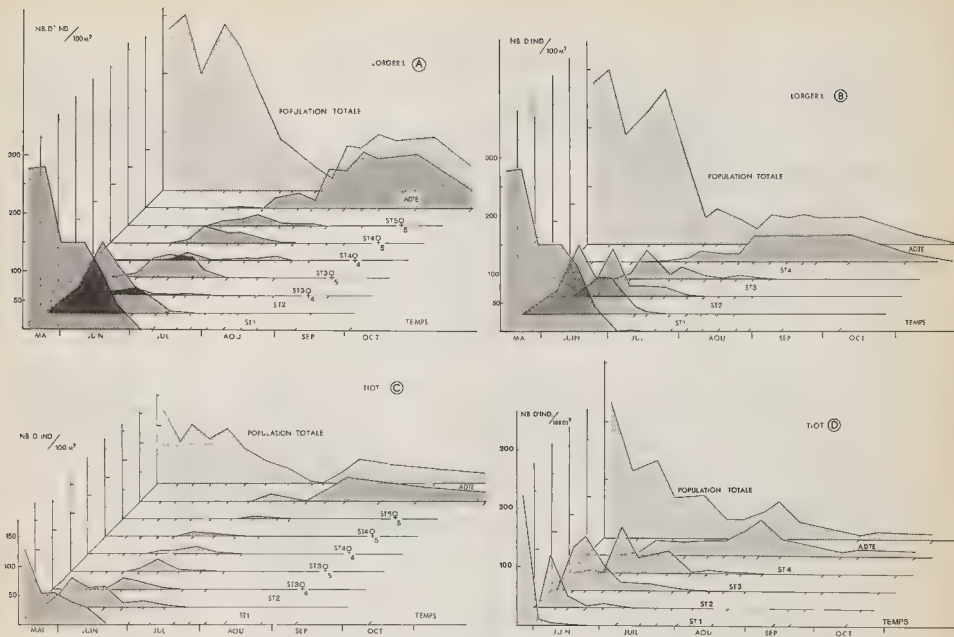


FIG. 2. — 1979 : Evolution et structure des populations de *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.).

A, B : populations femelle et mâle de Lorgeril.

C, D : population femelle et mâle de Tiot.

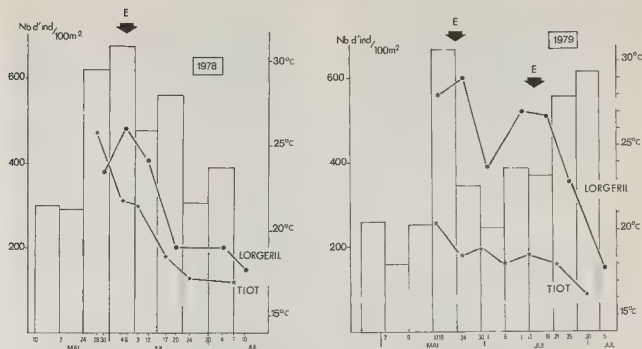


FIG. 3 — Rythme des éclosions de *Myrmeleotettix maculatus* en fonction de la température dans les stations de Lorgeril et de Tiot les années 1978 et 1979
L'histogramme représente les températures maximales hebdomadaires.
E = ppc d'éclosion

observées en 1979 est liée à l'augmentation de température pendant la deuxième semaine de mai. Une baisse de la température comme celle intervenant en fin mai 1979 ralentit le rythme des éclosions (fig. 3).

Influence du régime hydrique.

Si le recouvrement du sol de la station de Lorgeril par la couche de *Cladonia* ne semble pas jouer un rôle tampon important vis-à-vis des variations de température, ces lichens contribuent toutefois à maintenir la stabilité du régime hydrique jusqu'à la fin de la période printanière, (TREHEN et coll., 1978). Par contre, dans la zone brûlée de Tiot, la couverture de *Cladonia* ne s'est pas réinstallée et le dessèchement du sol en début d'été est très rapide. Ainsi le léger retard et l'étalement dans le temps qui apparaissent dans les éclosions à Lorgeril seraient en relation avec le maintien d'une humectation du sol

au début de l'été alors qu'à Tiot, à cette même période, la dessiccation plus rapide du substrat édaphique favorise la sortie précoce et massive des jeunes larves. Des expériences sont actuellement en cours pour étudier les conditions du développement embryonnaire en milieu sec et humide.

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE.

1) Nombre de stades larvaires.

Comme nous l'avons montré précédemment, GUEGUEN et DELAUNAY (1980 a), le développement larvaire s'effectue chez les femelles en 4 stades et chez les mâles en 4 ou 5 stades définis biométriquement.

La proportion d'individus femelles effectuant un développement larvaire long (♀ 5) ou court (♀ 4) a

été évaluée dans les 2 stations pendant les 2 années d'études (tableau 1 ci-dessous).

TABLEAU 1
% de stade 3, femelle à développement larvaire court (ST3 ♀ 4) et long (ST3 ♀ 5) dans les 2 sites étudiés.

Station Année	Tiot		Lorgeril	
	St 3 ♀ 4	St 3 ♀ 5	St 3 ♀ 4	St 3 ♀ 5
1978	45,4	54,6	16	84
1979	51	49	17	83

Ces pourcentages montrent une certaine stabilité de la proportion d'individus femelles à développement long et court pendant les 2 années consécutives dans chacun des deux sites mais celle-ci est très différente d'une station à l'autre puisqu'il y a à Lorgeril 5 fois plus de femelles à se développer en 5 stades qu'en 4 stades alors que la proportion est équilibrée à Tiot.

La constance de la présence des deux sous-populations femelles dans les stations étudiées nous incite à avancer l'hypothèse d'une origine génétique à ce phénomène. Ainsi JOHN et HEWITT (1965) ont montré l'existence d'un chromosome supplémentaire, le chromosome B dans les caryotypes de *Myrmeleotettix maculatus*. En Grande-Bretagne, dans une population, la proportion d'individus possédant le chromosome B varie selon les stations où les insectes ont été prélevés (HEWITT et JOHN, 1967). Sa fréquence d'apparition peut être en corrélation avec les conditions microclimatiques de température (HEWITT et RUSCOE, 1971). La recherche du chromosome B effectuée sur les caryotypes des adultes femelles à cycle long et à cycle court s'est révélée jusqu'ici négative. Le nombre de chromosomes est égal à $2n = 18$. Il en est de même pour les adultes mâles et femelles prélevés dans d'autres stations en Bretagne.

Il semble donc que les variations du mode de développement observées chez les femelles ne soient pas à mettre en relation avec l'instabilité génétique de

l'espèce mise en évidence par les auteurs anglais. Ceci est confirmé par l'élevage d'individus provenant de pontes déposées par des adultes femelles s'étant développées en 5 stades : la fréquence d'apparition de femelles à 5 stades larvaires dans la descendance n'est pas plus importante.

En élevage au laboratoire, LEBOUVIER (1980 a) a montré que les proportions d'individus à cycle long étaient toujours plus faibles que celles observées dans les conditions naturelles (10 à 20 % seulement de ♀ 5). Les conditions d'élevage ni la qualité de la nourriture ne semblent pas être mises en cause puisque des larves du premier stade prélevées sur le terrain ont donné au laboratoire des femelles à cycle long dans des proportions sensiblement identiques à celles de la population d'origine LEBOUVIER (1980 b).

L'importance des conditions de milieu sur l'apparition de stades surnuméraires doit être prise en compte. Des prélèvements de larves effectués dans diverses autres stations en Bretagne (Cap Fréhel, île de Houédic) ont permis d'affirmer l'existence des 2 types de développement des femelles dans ces sites. Par contre, des prospections dans les populations de *Myrmeleotettix maculatus* des Alpes du Sud, aboutissant à la mesure de 60 larves femelles, ont montré qu'elles se développaient toutes en 4 stades.

Nous avons vu dans le chapitre précédent combien les modalités des éclosions pouvaient la même année varier d'une station à l'autre. Nous avons relié ce phénomène aux conditions édaphiques. Il faut savoir en effet que *M. maculatus* passe 8 à 9 mois de son cycle dans le sol à l'état d'œuf. C'est pourquoi nous recherchons actuellement le déterminisme de cette diversité stadiale dans les conditions subies par l'embryon au cours de son développement. Nous étudierons en particulier dans un prochain travail les conséquences d'une déshydratation partielle des œufs sur le développement larvaire.

2) Durée de la vie larvaire.

Une estimation maximale de la durée de vie larvaire peut être déterminée en calculant l'intervalle de temps entre les premières éclosions et le moment

où la presque totalité de la population est à l'état adulte. Ainsi sur les sites de Tiot et de Lorgeril, les éclosions ayant débuté vers le 28 mai en 1978, près de 80 % de la population mâle se retrouvent à l'état adulte après 51 jours de développement et c'est après 65 jours de vie larvaire que 90 % de la population femelle devient adulte. En 1979, les valeurs diffèrent très peu.

Une évaluation moyenne peut être également obtenue en effectuant la somme des durées des intermues de chaque stade larvaire. La détermination de ce paramètre dans les 2 populations de *M. maculatus* étudiées est faite à partir des courbes de démographie des figures (1 et 2) en calculant le nombre de jours séparant 2 pics de population de 2 stades successifs. Les résultats figurent dans le tableau 2.

TABLEAU 2

Durée en jour du développement larvaire des populations de Tiot et de Lorgeril de *M. maculatus* au cours des années 1978 et 1979.

Station		Tiot 78		Lorgeril 78		Tiot 79		Lorgeril 79	
Sexe									
Stade	St 1 + St 2	11	11	12	12	22	27	24	31
	St 3	8	8	23	22	9	9	7	10
	St 4	24	31	14	14	10	9	10	5
	St 5		7		7		10		10
Total		43	56	49	55	41	55	41	56
Durée maximale		51	65	51	65	51	65	51	65

En 1978, le déroulement de la vie larvaire s'effectue dans les populations de Tiot et de Lorgeril respectivement en 43 et 49 jours pour les mâles, et 56 et 55 jours pour les femelles.

En 1979, à Tiot et Lorgeril, le cycle des mâles se déroule en 41 jours et celui des femelles en 55 et 56 jours.

Ces résultats confirment la relative stabilité de la durée de vie des larves de *M. maculatus* au cours de ces deux années d'études.

En examinant la durée d'intermue de chaque stade larvaire, on observe que ce développement est malgré tout largement sous la dépendance des conditions climatiques. Ainsi en 1978, les températures maximales très élevées (voir fig. 3) de début juin, ont permis un développement rapide des premiers stades larvaires alors que l'abaissement de la température

en fin juin et début juillet a considérablement ralenti le développement des stades larvaires suivants.

En 1979, un phénomène inverse s'est produit, les températures basses pour la saison en juin ont augmenté la durée des intermues des premiers stades larvaires et c'est l'élévation de température intervenant fin juin et en juillet qui a notablement accéléré le développement comme on peut le constater dans le tableau 2.

La durée de vie larvaire est donnée dans ce tableau pour un développement des mâles en 4 stades et des femelles en 5 stades. Or une partie de la population femelle suit, comme nous l'avons vu, un cycle court en 4 stades. Ainsi, en 1978, les derniers stades larvaires mâles et les femelles à 4 stades passent à l'état imaginal après le 10 juillet à Tiot et après le 18 juillet à Lorgeril alors qu'il y a encore à ces

mêmes dates 40 % de la population femelle à Tiot et 64 % à Lorgeril au 5^e stade larvaire.

Ceci entraîne des conséquences importantes au niveau de la dynamique de la population des adultes. En effet, début juillet apparaissent les adultes femelles à cycle court qui déposeront des pontes précoces dès la mi-juillet. A cette époque, passent à l'état imaginal les femelles à cycle long qui pondront pendant le mois d'août des pontes plus tardives.

On sait d'après les expériences de PICKFORD (1966) vérifiées par nous-mêmes (GUEGUEN, 1976) que les premiers œufs à éclore sont ceux qui atteignent le maximum de développement embryonnaire avant la mise en diapause. Ceci peut constituer un nouveau facteur expliquant l'étalement des éclosions dans nos populations : les premiers stades qui appa-

raissent en mai proviennent des femelles ayant pondu en juillet, ceux de juin provenant des pontes déposées en août de l'année précédente.

B) DENSITÉ DE POPULATION ET DÉPLACEMENT.

Les densités maximales observées sont variables suivant les populations étudiées et selon les années.

A Lorgeril, la densité maximale est de 0,8 et 0,9 individus mâles et femelles au m² en 1977, elle augmente l'année suivante et passe à 2,7 et 2,2 individus au m² pour atteindre en 1979 3 individus au m²

TABEAU 3

Densité des populations de *Myrmeleotettix maculatus*, mâles et femelles, de Lorgeril et de Tiot pendant les années 1977, 1978, 1979. Nombre d'individus pour 100 m². La surface totale échantillonnée est de 50 m².

Stations :			LORGERIL						TIOT					
1977			1978			1979			1978			1979		
	♂	♀		♂	♀		♂	♀		♂	♀		♂	♀
						18 Mai	277	297				17 Mai	131	131
						25 Mai	300	300	28 Mai	233	233	24 Mai	98	74
1 ^{er} Juin	40	34	30 Mai	190	190	1 ^{er} Juin	189	200	4 Juin	178	181	30 Mai	96	107
7 Juin	80	90	6 Juin	273	203	11 Juin	230	285	9 Juin	116	132	6 Juin	80	77
14 Juin	70	65	12 Juin	182	224	18 Juin	268	264	17 Juin	134	50	13 Juin	78	96
21 Juin	51	51	20 Juin	83	131							21 Juin	94	62
						25 Juin	174	179	24 Juin	73	62			
28 Juin	47	48										30 Juin	51	41
5 Juil.	34	34	4 Juil.	90	113	5 Juil.	47	89	7 Juil.	74	48	9 Juil.	17	27
12 Juil.	17	32	11 Juil.	68	80	10 Juil.	61	73						
19 Juil.	17	25	18 Juil.	68	75	20 Juil.	22	39	17 Juil.	33	31	19 Juil.	7	5
			25 Juil.	52	77	27 Juil.	16	22	24 Juil.	33	54	26 Juil.	5	4
2 Août	10	19	3 Août	35	81	2 Août	49	77	2 Août	47	37	2 Août	5	20
9 Août	5	12	9 Août	67	73	9 Août	45	73	8 Août	64	59	9 Août	24	42
16 Août	6	5	17 Août	38	50	16 Août	49	98	17 Août	29	38			
23 Août	7	14	25 Août	31	44	23 Août	43	86				23 Août	24	33
30 Août	5	14												
5 Sept.	11	17												
13 Sept.	11	11	12 Sept.	25	44	10 Sept.	47	94	12 Sept.	7	14	10 Sept.	28	26
20 Sept.	17	28							19 Sept.	12	21			
27 Sept.	7	7	29 Sept.	12	21	4 Oct.	15	33				4 Oct.	2	18
			20 Oct.	4	4	24 Oct.	4	15	13 Oct.	9	13	14 Oct.	0	7

pour les deux sexes. A Tiot la densité maximale en 1978 est de 2,3 individus au m² pour les mâles et les femelles et tombe en 1979 à 1,3 individus au m². Les différences de densité entre les deux populations de *Myrmeleotettix maculatus* sont plus importantes qu'elles n'apparaissent lors de la comparaison des densités maximales car comme nous l'avons montré dans le chapitre précédent, la longueur de la période d'éclosion modifie notablement les résultats.

Après un déclin important au début du développement de la population, la diminution de densité se stabilise pour décroître à nouveau très rapidement pendant une courte période ne dépassant pas l'intervalle de deux séries de prélèvements (voir fig. 1 et 2 et tabl. 3). Les densités sont alors très faibles : à Lorgeril en 1977 : 0,06 ind/m² du 9 au 16 août et 0,16 ind/m² en 1979 entre le 20 juillet et le 27 juillet. Cette baisse de densité a également été observée à Tiot pendant cette même période. La persistance du phénomène au cours de deux années successives et le fait qu'il se reproduise la même année pendant deux prélèvements de suite indiquent qu'il ne s'agit pas là d'une simple erreur d'échantillonnage. L'hypothèse d'une augmentation importante du taux de mortalité puisque le niveau de la population augmente par la suite pour se stabiliser pendant une période d'un mois et demi. La population est alors totalement adulte et les densités sont pour les mâles et les femelles de Lorgeril : 0,11 ind/m² et 0,2 ind/m² en 1977, 0,25 et 0,45 ind/m² en 1978, 0,47 et 0,95 ind/m² en 1979. A Tiot, toujours respectivement pour les mâles et les femelles : 0,12 ind/m² en 1978, 0,25 et 0,3 ind/m² en 1979.

Il semble que ces fluctuations de densité qui interviennent à un moment bien précis du cycle de développement soient dues à des mouvements de population.

Ainsi DEMPSTER (1963) note que la continuité des cycles biologiques des Acridiens exige la présence à la fois du sol nu puisque les œufs sont pondus dans des zones dénudées bien exposées aux radiations solaires, et en même temps de zones de végétation plus dense utilisée à des fins trophiques par les stades les plus âgés. Cette disjonction entre les aires

de pontes et les aires de maturation implique des déplacements de la part de la population. RICHARDS et WALOFF (1954) chez *Chorthippus brunneus* et *C. parallelus*; LENSINK (1963) chez *Myrmeleotettix maculatus*, *Chorthippus biguttulus* et *C. albomarginatus* et GUEGUEN (1976) chez *Mecostethus grossus* et *Chrysocraon dispar* ont mis en évidence ces déplacements de population en fonction des types de végétation.

Par une méthode de marquage et de capture-recapture que les populations de stades larvaires âgées et de jeunes adultes se déplacent dans un premier temps vers les formations graminéennes plus denses en bordure de la zone pionnière, ceci explique la chute de densité observée au cours de cette période. On assiste ensuite à un retour des adultes matures vers les formations végétales rases. C'est dans ces dernières que les femelles, à la recherche de surfaces nues ou très faiblement recouvertes de végétation, vont déposer leurs oothèques.

C) MORTALITÉ EMBRYONNAIRE ET LARVAIRE.

1. MORTALITÉ EMBRYONNAIRE.

Le taux de mortalité embryonnaire est évalué en rapportant au total d'individus ayant éclos, la différence entre le nombre d'œufs potentiellement pondus et le nombre maximal d'individus à l'éclosion l'année suivante.

Le nombre d'œufs déposés par les femelles reste un paramètre difficile à évaluer dans les conditions naturelles. Les méthodes d'évaluation directe par comptage des oothèques retrouvées dans le sol n'ont pas été retenues car les dégradations que de telles recherches causent sur le milieu nous apparaissent comme étant inadéquates à la fragilité de ces systèmes pionniers.

Nous avons préféré la méthode indirecte car elle est d'une utilisation plus souple dans ce type d'étude

de population se déroulant sur plusieurs années. Elle consiste à calculer la fécondité moyenne en multipliant le nombre moyen d'œufs contenus dans une oothèque par le nombre d'oothèques déposées par une femelle au cours de sa vie imaginaire et à multiplier celle-ci par la densité de femelles dans la population. On obtient le nombre d'œufs potentiellement pondus. Cette méthode est néanmoins moins précise car le nombre d'oothèques déposées par une femelle de *M. maculatus* est délicat à estimer dans les conditions naturelles.

Le nombre d'œufs par oothèque est estimé à partir des femelles capturées sur le terrain et maintenues en élevage pendant quelques jours. Elles ont toutes pondues au moins une fois et le nombre moyen d'œufs par oothèque est de 5,3. Pour des femelles maintenues en élevage pendant une période plus longue (1 à 2 mois) le nombre moyen d'œufs par oothèque diminue pour atteindre 3,3. De plus, contrairement aux données fournies par RICHARDS et WALOFF (1954) on remarque une baisse sensible du nombre d'œufs en fonction de l'âge des femelles.

Le nombre d'oothèques est évalué en comptant le nombre d'oothèques déposées par des femelles élevées individuellement avec un mâle depuis le début de leur vie imaginaire. 8 oothèques sont pondues en moyenne par ces femelles au cours de leur vie au rythme moyen d'une ponte tous les 4 jours.

La fécondité moyenne obtenue est dans nos conditions d'élevage de 26,7, soit une valeur inférieure à celle de 37,4 évaluée par RICHARDS et WALOFF (1954). Cette fécondité ainsi calculée correspond à une estimation maximale puisque les facteurs intervenant dans les conditions naturelles sur le taux de fécondité tels que la température, la qualité de la nourriture, la longévité, la recherche du site de ponte sont, dans un élevage optimisés. Une valeur minimale de 5,3 peut être établie en considérant qu'une femelle pond au moins une fois dans sa vie. Finalement, le nombre d'œufs potentiellement pondus par les femelles des 2 populations étudiées est obtenu en multipliant ce taux de fécondité par le nombre de femelles présentes dans la population (voir tabl. 3). Il correspond au nombre de stade 1 espéré.

Les mortalités embryonnaires peuvent alors être calculées à partir des évaluations de densité maximale effectuées dans les 2 populations de *M. maculatus* de Lorgeril et de Tiot pendant les années 1978 et 1979. Elles sont exprimées en pourcentage dans le tableau 4.

Les valeurs obtenues, 53 % et 42 % en 1978, et 71 % et 81 % en 1979, ne semblent pas significativement différentes d'une station à l'autre, mais font apparaître une mortalité plus importante pendant la période 78-79. Ces valeurs sont plus élevées que celles déterminées par une autre méthode, il est vrai, chez *Chrysoschraon dispar* (GUEGUEN, 1976) où le comptage des œufs non éclos à partir d'oothèques placées dans les conditions naturelles faisait apparaître une mortalité de 21 % chez cette espèce.

L'impact du parasitisme semble peu important, nous n'avons pas rencontré dans notre population les hyménoptères du genre *Scelio* qui parasitent fréquemment les œufs d'Orthoptères. Le chorion constitue une protection efficace contre la déshydratation de l'œuf en août et en septembre, mois pendant lesquels le sol est très sec. De plus, en automne et en hiver, l'embryon subit une diapause qui le rend moins sensible aux conditions défavorables. Cet arrêt de l'embryogenèse intervient avant la blastocinèse M. LEBOUVIER (1980), c'est-à-dire au stade IV C selon la nomenclature de CHAPMAN et WHITMAN (1968).

C'est après la levée de la diapause lorsque l'œuf devient plus sensible aux facteurs climatiques que la mortalité embryonnaire doit être la plus importante. Nous avons montré par exemple dans le chapitre précédent que le rythme des éclosions était dépendant de la température.

2. MORTALITÉ LARVAIRE.

Compte-tenu du chevauchement important des différents stades (voir figure) il est impossible de déterminer la mortalité intrinsèque de chaque stade larvaire. Tout au plus la courbe de population totale met en évidence les phases où la population larvaire subit une mortalité importante. Ainsi comme l'atteste

tent les courbes des figures 1 et 2 c'est dans les premiers jours suivant l'éclosion que l'on enregistre la plus forte mortalité larvaire. Toutefois, celle-ci peut être globalement estimée en rapportant au pourcentage de la population d'origine la différence entre le nombre maximal d'individus à l'éclosion et le nombre maximal d'individus parvenant à l'état adulte. Les résultats sont indiqués dans le tableau 4. Exprimée en pourcentage la mortalité larvaire de *M. maculatus* se situe entre 70-80 % pendant les 2 années d'étude, elle reste relativement stable mais légèrement plus forte à Tiot qu'à Lorgetil. Ces taux de mortalité sont de l'ordre de grandeur de ceux observés par RICHARDS et WALOFF, 1954 sur 4 espèces d'acridiens (67 à 80 %) ou par NAKAMURA et coll., 1971 (75 %) mais les fluctuations peuvent être importantes.

La mortalité au cours du développement post-embryonnaire est imputable pour une bonne part à la mortalité intervenant au cours des 2 premiers stades larvaires. STOWER et GREATHEAD (1969) estiment que près de 50 % des deux premiers stades disparaissent.

Pour l'ensemble des populations étudiées, les pertes liées à la mortalité sont exprimées en terme de valeur k selon VARLEY, GRADWELL et HASSELL (1973) dans les tables de vie du tableau 4. On peut composer les mortalités obtenues à différents moments du cycle en particulier lors des passages de la phase œuf à la phase larvaire puis à la phase adulte. L'année 1979 mise à part, la mortalité embryonnaire k_1 est largement inférieure à la mortalité larvaire k_2 . La mortalité totale de la génération K augmente en 1979 dans les 2 stations, mais de façon plus importante à Tiot.

CONCLUSION

Il ressort de cette étude de la dynamique de population de *M. maculatus* dans une formation pionnière de lande que :

— Les conditions microclimatiques de température et de régime hydrique du sol sont déterminantes

dans la phénologie des éclosions. C'est la combinaison d'une élévation de température et d'un dessèchement du sol qui provoque après la diapause hivernale l'éclosion.

— Le développement larvaire des femelles s'effectue selon un cycle long en 5 stades larvaires ou selon un cycle court à 4 stades larvaires. Les implications de cette diversité stadiale au niveau de la stratégie d'utilisation du milieu seront importantes d'autant plus qu'elles concernent les femelles.

— La densité maximale observée au cours des 3 années d'étude s'élève à 3 individus par m^2 . La densité des adultes a été cette année-là de 0,47 individu mâle/ m^2 et de 0,95 individu femelle/ m^2 .

— C'est dans les premiers jours suivant l'éclosion que l'on enregistre la plus forte mortalité. Pour l'ensemble du développement larvaire celle-ci se situe entre 70-80 %. Comparée à d'autres espèces d'Insectes cette mortalité est relativement faible.

Nous avons montré au cours d'une précédente publication (GUEGUEN et coll., 1980) comment les peuplements orthoptérologiques évoluaient après l'incendie en fonction de la recolonisation végétale. Dans cette étude démographique comparée de 2 populations de *M. maculatus* nous essayons d'analyser plus finement les modalités de cette recolonisation. Il s'avère, que dans les formations pionnières de landes incendiées, *M. maculatus* rencontre des difficultés d'adaptation à son nouvel environnement.

La comparaison avec une population témoin fait apparaître des différences qui traduisent la lenteur de la recolonisation végétale dans ces écosystèmes pionniers.

La mortalité larvaire est légèrement plus forte en zone brûlée ce qui aboutit à une baisse de densité au cours des 2 années d'étude. Ces fluctuations ne sont pas imputables aux mauvaises conditions climatiques générales (fluctuations très souvent observées dans les populations acridiennes) puisque parallèlement la densité augmentait dans l'autre station. Des différences apparaissent également dans la phénologie au niveau de la durée de la période d'éclosion qui est plus courte en zone brûlée. Ceci est particulièrement net en 1978 où la convergence d'une élévation

rapide de la température et de la déshydratation du sol a provoqué à Tiot une sortie massive des jeunes larves, ce phénomène étant beaucoup plus atténué en zone non-brûlée.

La proportion d'individus femelles à cycle long et court est en équilibre à Tiot alors que les femelles à 5 stades larvaires sont largement dominantes à Lorgeril. Ne connaissant pas encore le déterminisme de cette densité stadiale (nous développons actuellement des recherches sur ce thème en examinant l'effet de la déshydratation sur le développement embryonnaire) il nous est difficile de relier directement les différences observées aux modifications de l'environnement après l'incendie.

La valeur adaptative de ce phénomène reste malgré tout sur le plan spéculatif intéressante. En effet, toute perte du potentiel reproducteur affectant une population adulte entraîne l'année suivante une baisse de la population reproductrice (CHAPMAN et coll., 1979), aussi lorsque l'effet de reproduction comporte un risque en terme de survie des adultes, la stratégie de reproduction optimale doit correspondre à un équilibre entre la probabilité de succès immédiat de la reproduction et celle d'une reproduction différée dans le temps (WILLIAMS, 1966 cité par DEARN, 1977). Le maintien des 2 types de cycles larvaires des femelles de *M. maculatus* en zone brûlée correspondrait alors à ce type de stratégie : les femelles à cycle court arrivant précocement à l'état adulte peuvent pondre rapidement si les conditions climatiques sont favorables; au contraire, si celles-ci sont défavorables au début de l'apparition des adultes, des résorptions ovocytaires peuvent intervenir et baisser le potentiel reproducteur, il s'ensuit une mortalité importante, l'effort et le succès de la reproduction reposera alors sur les femelles à cycle long en 5 stades larvaires qui arriveront plus tardivement à l'état adulte.

Cette étude fait apparaître que l'effet du feu dans un écosystème pionnier est beaucoup plus dramatique sur le peuplement orthoptérologique de ces milieux fragiles qu'il ne l'est vis-à-vis de landes plus évoluées ou de milieux plus productifs comme la prairie correctement étudiée par RIEGERT et VAR-

LEY. Le feu peut même, comme l'a montré GIL-LON (1973) dans la savane africaine, offrir aux Acridiens le sol nu dont ils ont besoin en période de ponte et la nourriture tendre et riche de la repousse graminéenne au moment des éclosions.

L'ensemble des résultats obtenus au cours de ces recherches serviront, dans un prochain travail, à estimer la productivité et à établir un bilan d'énergie pour la population de *M. maculatus* d'une formation pionnière témoin et d'une zone brûlée.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAPMAN (R.F.) et WHITMAN, 1968. — The external morphogenesis of grasshopper embryos. *Proc. Pr. Ent. Soc. Lond. A.* 43 : 161-169.
- CHAPMAN (R.F.), PAGE (W.W.) et COOK (A.G.), 1979. — A study of population changes in the grasshopper, *Zonocerus variegatus*, in Southern Nigeria. *J. Anim. Ecol.*, 48 : 247-270.
- CLEMENT (B.) et TOUFFET (S.), 1977. — Les pelouses xérophiles autour de quelques affleurements schisteux en Bretagne intérieure. *C.R. Colloques internationaux de Phytosociologie*, Lille VI, 13 pages.
- DEARN (J.-M.), 1977. — Variable life history characteristics along an altitudinal gradient in three species of Australian grasshopper. *Ecologia*, 28 : 67-85.
- DELETTRE (Y.), 1976. — Contribution à l'étude des populations larvaires de *Parasmittia* sp. *carinata* Strenzke *affinis* (Diptera Chironomidae) dans une formation pionnière de la lande armoricaine. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 13 (4) : 579-594.
- DEMPSTER (J.P.), 1963. — The population dynamics of Grasshoppers and Locusts. *Biol. Rev.*, 38 : 490-529.
- DREUX (D.), 1962. — Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes françaises. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 12^e série, 3, 323-766.
- DREUX (D.), 1972. — Recherches de terrain en antécologie des Orthoptères. *Acrida*, 1, n° 4 : 305-330.
- FORGEARD, 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. Thèse III^e cycle, Univ. de Rennes, 220 pages, 26 pages d'annexes.
- FORGEARD et TOUFFET, 1979. — Les premières phases de la recolonisation végétale après incendie dans les pelouses et les landes de la région de Paimpont.

- FORGEARD et TOUFFET, 1980. — Recolonisation des landes et des pelouses dans la région de Paimpont. Evolution de la population au cours des 3 années suivant l'incendie. *Bull. Ecol.* (sous presse).
- GILLON (Y.) et GILLON (D.), 1967. — Méthodes d'estimation des nombres et des biomasses d'Arthropodes en savane tropicale. Secondary productivity of terrestrial Ecosystems. Petrusiewicz K ed.: 519-543.
- GILLON, 1973. — Etude écologique quantitative d'un peuplement acridien en milieu herbacé tropical. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Paris VI, 280 pages + 42 p. d'annexes.
- GLOAGUEN (J.C.) et GAUTIER, 1980. — Evolution de la structure horizontale de la végétation au cours de la recolonisation d'une lande armoricaine incendiée. Communication au Symposium « Dynamique de la végétation dans les formations herbacées, les landes et les formations méditerranéennes ligneuses », Montpellier.
- GUEGUEN (A.), 1976. — Recherches écologiques sur les Orthoptères des zones d'inculture de basse altitude, cas particulier de *Chrysochraon dispar* (Germ.). Thèse de Doctorat 3^e Cycle, Université de Rennes: 176 pages + 44 d'annexes.
- GUEGUEN (A.), FORGEARD et LEFEUVRE, 1977. — Répartition d'un peuplement orthoptérologique en fonction des unités de végétation dans une séquence de lande. *Botanica Rhedonica*, série A, n° 15: 19-27.
- GUEGUEN (A.), TOUFFET, LEFEUVRE, 1977. — Dynamisme de la végétation et évolution des peuplements orthoptérologiques en zones d'incultures. *Botanica Rhedonica*, série A, n° 15: 43-49.
- GUEGUEN (A.) et DELAUNAY, 1980. — Ecologie et bio-énergétique d'une population de *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.) Orthopt. Acrididae, dans une formation de lande armoricaine. I. Utilisation de l'énergie au cours du développement. *Bull. Soc. d'Ecologie* (sous presse).
- HEWITT (G.M.) et JOHN (B.), 1967. — The B-chromosome system of *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.). III The statistics *Chromosoma*, 21: 140-162.
- HEWITT (G.) et RUSCOE (C.), 1971. — Changes in microclimate correlated with a cline for B-chromosome in the grasshopper *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.). Orthopt. Acrididae. *J. Anim. Ecol.*, 40: 753-765.
- JOHN (B.) et HEWITT (G.M.), 1965. — The B-chromosome system of *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.). I. The mechanics. *Chromosoma*, 16: 548-578.
- LEBOUVIER (M.), 1980. — La diversité stadiale chez *Myrmeleotettix maculatus* (Orthopt. Acrididae) en conditions naturelles et en conditions d'élevage. *Bull. de la Soc. d'Ecophysiol.* (sous presse).
- LEBOUVIER (M.), 1980. — Contribution à l'étude de la dynamique de populations de *Myrmeleotettix maculatus* (Orthopt. Acrididae). Importance de la phase édaphique et de la diversité stadiale. D.E.A. Eco-éthologie, Univ. de Rennes.
- LÉNSINK (B.M.), 1963. — Distributional ecology of some acrididae (Orthoptera) in dunes of Voorne, Netherlands; Tijdschrift voor *Eentomologie*, 106, 82: 357-443.
- LUQUET (G.C.) et DU MERLE, 1978. — Les peuplements de fourmis et les peuplements d'Acridiens du Mont Ventoux. III. Les peuplements d'Acridiens. *La Terre et la Vie*, supplément 1, pages 219-279.
- NAKAMURA (K.), ITO (Y.), NAKAMURA (M.), MATSUMOTO (T.), HAYAKAWA (K.), 1971. — Estimation of productivity of *Parapleurus alliaceus* Germar (Orthopt. Acrid.) on a *Miscanthus sinensis* Anders grassland. I. Estimation of population parameters. *Oecologia*, 7: 1-15.
- PESSON, 1940. — Observation sur la ponte, l'œuf, l'éclosion et l'élevage de *Metroptera albopunctata* (Goeze) Orthopt. Decticinae et *Ephippiger ephippiger* Fiebiger Orthopt. Ephippigerinae. *Bull. Soc. Zool. France* LXX, n° 3, p. 159.
- PICKFORD (R.), 1966. — The influence of date of oviposition and climatic conditions on hatching of *Camnula pellucida* Scudder, Orthopt. Acrididae. *Canad. Ent.*, 98: 1145-1159.
- RICHARDS (O.W.) et WALOFF (N.), 1954. — Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Bull. Anti-Locust*, 17: 1-182.
- RIEGERT et VARLEY, 1973. — Above ground invertebrates. II. Population dynamics and biomass production of grasshoppers Matador Project I.P.B. Univ. of Sask, Techn. report, n° 16: 1-39.
- TREHEN (P.), BAILLOT-DELEPORTE, BELLIDO (A.), CANCILA DA FONSECA (J.P.), DELETTRE (Y.) et DUCROT (J.P.), 1978. — Processus de colonisation des formations pionnières de la lande par quelques Arthropodes édaphiques. *Bull. Soc. Zool. de France*, 103, 3: 379-384.
- STOWER (J.) et GREATHEAD (D.J.), 1969. — Numerical changes in a population of desert locust with special reference to factors responsible for mortality. *J. Appl. Ecol.*, 6, n° 2: 203-235.
- VARLEY (G.C.), GRADWELL (G.R.) et HASSEL (M.P.), 1973. — Insect population ecology an analytical approach. Blackwell Scientific Publications Oxford.
- WILLIAMS (G.C.), 1966. — Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Amer. Naturalist*, 100: 687-690.

ÉTUDE BIOÉNERGÉTIQUE COMPARÉE DE DEUX POPULATIONS DE *MYRMELEOTETTIX MACULATUS* DANS UNE FORMATION PIONNIÈRE DES LANDES ARMORICAINES

par A. GUEGUEN

Laboratoire de Zoologie et Ecologie, ERA 798 du CNRS

RÉSUMÉ

Une étude bioénergétique a été menée dans deux populations de *Myrmeleotettix maculatus* dans un écosystème pionnier non perturbé des Landes armoricaines et dans un site voisin ayant subi un important incendie.

La biomasse maximale atteinte dans la station témoin de Lorgeril passe de 0,125/ha de matière sèche en 1977 à 0,317 kg/ha en 1979. A Tiot, en 1978, deux ans après l'incendie, elle est de 0,150 kg/ha et diminue à 0,140 kg/ha l'année suivante.

L'impact sur la production primaire correspond à 2,5 % à 3,20 % mais seulement 0,4 % et 0,6 % de cette énergie est véritablement ingérée, le reste retourne au compartiment décomposeurs et s'ajoute au 0,3 % rejeté par les individus sous forme d'excréments. La production d'exuvie est estimée à 5 % - 8 % de la production secondaire. La production de reproduction s'élève à 22 % de la production nette globale. Cette dernière est évaluée à 1,49 kJ/m²/an et 1,41 kJ/m²/an pour la population de Lorgeril en 1978 et 1979.

A Tiot, elle est pendant ces mêmes années de 0,98 kJ/m²/an et 0,66 kJ/m²/an. L'énergie utilisée pour la respiration correspond à 21-23 % de l'énergie ingérée. Les différences observées entre les bilans d'énergie des 2 populations de *M. maculatus* sont d'ordre quantitatif et sont le reflet des différences de densité observées dans les deux milieux. L'écart entre les éléments du flux d'énergie se creuse en 1979 où la consommation, la production, la respiration et l'excrétion sont deux fois plus élevées à Lorgeril qu'à Tiot. Les résultats attestent de façon globale les difficultés que rencontre la population de *M. maculatus* de la zone brûlée à se maintenir dans ce nouvel environnement.

SUMMARY

An investigation was conducted on bioenergetics of two populations of *Myrmeleotettix maculatus* occurring in a pioneer ecosystem in Brittany heathlands near the biological Station of Paimpont (Ile-et-Vilaine).

The first population studied was located in the unburned area of Lorgeril, the second one in the burned area of Tiot. Peaks of dry weight biomass of the grasshoppers populations reached 0,125 kg/ha in 1977 to 0,317 kg/ha in 1979 at Lorgeril and at Tiot, two years after the fire they were 0,150 kg/ha and declined to 0,140 kg/ha the next year.

The population ingested 2,5 to 3,2 % of the green leaves production, but only 0,4 to 0,6 % of primary production was actually consumed while 2,6 % return after cutting to decomposers compartment with the 0,3 % egested as faeces.

The production was estimated to 5-8 % of secondary production. The production of reproduction accounted for 22 % of total production. This last was evaluated at 1,49 kJ/m²/year and 1,41 kJ/m²/year for 1978 and 1979 unburned area population and dropped during these same years to 0,98 kJ/m²/year and 0,66 kJ/m²/year for burned area population.

Energy used for respiratory maintenance correspond to 21-23 % of energy ingested.

The difference shown between energy budget of the two population of *M. maculatus* was due to the decrease density in the burned area. Three years after fire, all the parameters of energy flow through the burned area population were smaller than those calculated from the unburned area population.

These data reflecting the inadaptation to their new environment.

INTRODUCTION

Tous les organismes ont besoin d'énergie pour assurer leur croissance et le coût de leur maintenance. Chez les Hétérotrophes, cette énergie est prélevée sur la matière organique. Ce flux de nourriture ou d'énergie, en maintenant la cohésion des populations, est un facteur écologique important dans la définition des interactions et du rôle de la population dans l'écosystème étudié.

Les Orthoptères sont considérés comme les invertébrés herbivores majeurs dans les écosystèmes herbacés, tel que le complexe prairial étudié par VAN HOOK (1971) ou la savane par D. GILLON et Y. GILLON (1967 et 1974).

Aussi de nombreux travaux sur la bioénergétique des Acridiens se sont développés dans l'étude d'écosystèmes productifs, mais peu d'entre eux ont porté sur les écosystèmes pauvres, si l'on excepte les récentes publications de DUKE et CROSSLEY (1975) sur *Trimerotropis saxatilis*, espèce colonisant des affleurements rocheux du Sud-Est des Etats-Unis, et de M.E. MISPAHEL (1978) sur une espèce désertique *Boottettix punctatus*.

Dans les formations pionnières des landes armoricaines nous avons montré (GUEGUEN et coll., 1977) que *Myrmeleotettix maculatus* était l'Orthoptère le plus caractéristique de ce type d'écosystème.

La première phase de nos investigations sur les transferts d'énergie concernant un insecte phytophage a consisté à étudier l'utilisation de l'énergie par *Myrmeleotettix maculatus* au cours de son développement, GUEGUEN et DELAUNAY (1980 a). Après avoir défini les facteurs nous paraissant les plus importants dans l'étude de la dynamique de deux populations de *Myrmeleotettix maculatus* dans deux formations pionnières des landes de Paimpont, l'une pouvant être considérée comme témoin, l'autre ayant subi un incendie important, nous avons montré les difficultés rencontrées par cette espèce pour recoloniser le milieu perturbé, GUEGUEN et DELAUNAY (1980 b).

La deuxième phase de nos recherches bioénergétiques nous amènera à envisager les transformations de l'énergie à l'échelle d'une population en suivant le flux d'énergie de la population témoin du site de Lorgeril et de celle ayant subi de fortes perturbations, suite au passage du feu sur le site de Tiot.

PETRUSEWICZ et MC FADYEN (1970) définissent la relation entre les différents paramètres énergétiques d'une population dans l'équation suivante :

$$C = P + R + F$$

où C = Energie contenue dans la nourriture ingérée

P = Energie stockée sous forme de tissu ou de production secondaire

R = Energie perdue au cours de la respiration

F = Energie perdue lors de l'excrétion des fèces.

Tous ces éléments seront déterminés pour établir le bilan d'énergie des deux populations de *Myrmeleotettix maculatus*.

Il sera intéressant de comparer ce bilan d'énergie avec ceux établis sur des Acridiens colonisant d'autres habitats.

RÉSULTATS

BIOMASSE.

Les résultats de l'étude de la densité de population (tableaux 1, 2, 3) permet d'évaluer, les jours de prélèvements, la biomasse en place en multipliant le nombre d'individus de chaque stade par leur poids moyen déterminé dans la précédente publication (GUEGUEN et DELAUNAY, 1980 a). Les courbes obtenues (fig. 1 et 2) permettent de comparer l'évolution de la biomasse de la population de *M. maculatus* pendant 3 années à Lorgeril et 2 années à Tiot. La biomasse maximale atteinte est variable selon les années :

Lorgeril : 0,125 kg/ha de matière sèche en 1977, 0,253 kg/ha en 1978, 0,317 kg/ha en 1979. Elle est plus faible à Tiot : 0,150 kg/ha en 1978 et 0,140 kg/ha en 1979.

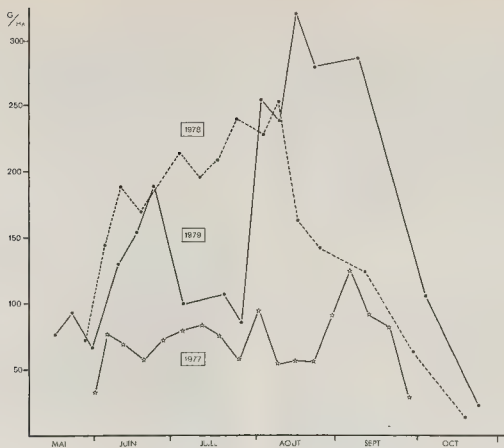


FIG. 1. — Evolution pendant les années 1977, 1978, 1979 de la biomasse en G/ha de la population de *Myrmeleotritus maculatus* dans la formation pionnière de la lande non incendiée de Lorgeril (Paimpont, 35).

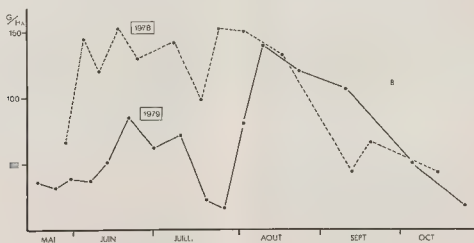


FIG. 2. — Evolution pendant les années 1978 et 1979 de la biomasse en G/ha de la population de *Myrmeleotritus maculatus* dans la formation pionnière incendiée de la lande de Tiot (Paimpont, 35).

PRODUCTION SECONDAIRE.

La quantité d'énergie utilisée par la population de *M. maculatus* sous la forme de production est la somme des productions dues à la croissance tissulaire (P_c), à la fabrication des œufs par les femelles (P_r) et à la perte de production sous forme d'exuvie lors des mues larvaires (P_e).

Soit $P_t = P_c + P_r + P_e$

où P_t est la production totale d'énergie

Nous calculons la production annuelle de croissance selon l'équation formulée par WIEGERT (1965)

$$P_c = S + \sum_{i=2}^n \frac{N_i + N(i-1)}{2} \times W_i - W(i-1)$$

P_c = Production annuelle de croissance

S = Biomasse en place le premier jour de prélèvement

i = Nb. d'échantillons

N_i = Nb d'ind. au temps i

W_i = Poids moyen individuel au temps i .

Par unité de surface, le poids moyen individuel W_i correspond à la biomasse par m^2 au temps i , divisée par la densité de la population déterminée sur la même surface, le jour de l'échantillonnage. Les valeurs négatives de la production, liées à une variation des effectifs sont ramenées à zéro

La production de reproduction P_r , est évaluée à partir des estimations du taux de fécondité effectuées au laboratoire GUEGUEN A. et DELAUNAY (1980 a) que l'on multiplie par le nombre de femelles présentes dans la population et par le poids sec moyen d'un œuf.

La production d'exuvie, P_e , est très souvent considérée comme négligeable par beaucoup d'auteurs, DUKE et CROSSLEY, 1975. Pour BAILEY et RIEGERT (1973) elle peut atteindre 22 % de la production totale. MISFAGEL (1978) l'estime à 6 % de la production chez *Boettettia punctatus*. Nous avons montré au niveau du bilan individuel de *M. maculatus*, GUEGUEN et DELAUNAY (1980 a) que l'exuviation correspondait à 12,5 % de la production.

Nous l'avons évaluée au niveau de la population en déterminant le nombre d'individus changeant de stade pour passer d'un stade K à un stade $K + 1$. Ainsi en multipliant le nombre maximal d'individus au stade $K + 1$, N_{K+1} par le poids moyen d'une exuvie du stade K (Pe_K), nous avons une approximation de la perte liée à l'exuviation.

Soit, pour les mâles et les femelles l'équation

$$P_e = \sum_{k=1}^{4,5} Pe_K \times N_{K+1}$$

Les résultats concernant la production de croissance, de reproduction et d'exuvie des populations de *M. maculatus* de Lorgeril et de Tiot sont donnés dans les tableaux (1, 2, 3, 4) pour les années 78 et 79

Les équivalents calorifiques des œufs, des exuvies et de la substance corporelle ayant été évalués précédemment, les valeurs de la production sont transformées en kilojoules (tableau 4).

Les années 1978 et 1979 montrent une production annuelle assez stable de 1,48 kJ/m²/an et 1,41 kJ/m²/an. En 1979 elle devient presque deux fois moins élevée que celle de Lorgeril. La production tissulaire correspond à près des 3/4 de l'ensemble de la production

La reproduction en représente 20 à 22 %. L'exuviation comprise entre 5 et 8 % reste faible.

RESPIRATION.

Pour déterminer la quantité d'O₂ consommée par la population de *M. maculatus* nous utilisons les données obtenues en laboratoire sur la respiration de chaque stade larvaire par GUEGUEN et DELAUNAY 1980 a. La température choisie pour l'expérience est celle mesurée sur le terrain par des thermomètres mini-maxi. Cette température moyenne se situe aux alentours de 20°.

La quantité d'oxygène consommée par individu et par heure, est multipliée par 24 h puis par le nombre de jours séparant deux séries d'échantillonnage. Enfin

celle-ci est multipliée par le nombre d'individus présents par unité de surface dans la population pendant cette période. La consommation annuelle d'O₂ de la population est alors obtenue en additionnant chacune des consommations intermédiaires.

Les résultats sont regroupés dans les tableaux (1, 2, 3, 4). La consommation d'oxygène s'élève à 119 ml par m² en 1978 et à 129 ml/m² en 1979 à Lorgetil. Elle est de 81,5 ml/m² et 56,7 ml/m² pour ces mêmes années à Tiot. On utilise le coefficient oxycalorique de 20,96 kJ/l d'O₂ pour convertir ces consommations d'O₂ en kilojoule (tableau 4).

Si la mesure de la consommation d'oxygène de chaque stade réalisée au laboratoire donne une bonne idée des pertes dues à la respiration pour un individu inactif, la validité de l'extrapolation de ces résultats à l'ensemble des individus d'une population vivant dans les conditions naturelles étant invérifiable, celle-ci constitue probablement la principale source d'erreur de ces études bioénergétiques, GUEGUEN (1980 c). En effet, alors qu'il est possible d'évaluer, comme nous l'avons fait, la production et l'excrétion dans des cages disposées dans les conditions naturelles, il est actuellement impossible techniquement de mesurer la consommation d'oxygène des individus sur le terrain.

GYLLENBERG (1969) place ses animaux dans les fioles du respiromètre après les avoir obligés préalablement à se déplacer pendant 1/4 d'heure. La respiration est alors 10 fois supérieure à celle d'un individu inactif. Mais rien ne prouve que dans les conditions naturelles le niveau d'activité soit aussi élevé. Nous avons montré en particulier par des expériences de marquage et de recapture que les Orthoptères se déplaçaient finalement assez peu, GUEGUEN, 1976.

EXCRÉTION.

Le poids de fèces rejetées par individu et par jour déterminé dans des cages placées en milieu naturel par GUEGUEN et DELAUNAY (1980 a) nous a permis d'évaluer le paramètre excrétion en multipliant ce

poids par le nombre de jours séparant deux prélèvements et par la densité de la population pendant cette période. En faisant la somme de ces valeurs intermédiaires on obtient le poids total de crottes évacuées par la population au cours de l'année. Ainsi 4,14 kg/ha en 1978 et 4,81 kg/ha en 1979 retournent dans le compartiment décomposeur à Lorgetil (tableaux 1 et 2) et 2,52 et 2 kg/ha à Tiot (tableau 3). La détermination de la teneur calorifique des matières fécales permet de calculer l'énergie perdue par la population de *M. maculatus* lors du rejet de celles-ci (tableau 4).

CONSUMMATION.

Comme nous l'avons indiqué dans la publication précédemment citée, la consommation est calculée indirectement à partir de l'équation $C = P + R + F$. Cette quantité d'énergie ingérée, exprimée en kilojoules peut être ramenée à un poids de matière végétale sèche grâce à la connaissance de l'équivalent calorifique des plantes fournies aux animaux. En 1978 et 1979 à Lorgetil, tableaux 1 et 2, la population de *M. maculatus* a prélevé sur la production primaire 6,4 kg/ha et 7 kg/ha de matière végétale sèche, essentiellement de nature graminéenne comme nous l'avons montré lors de l'étude du régime alimentaire de cette espèce. GUEGUEN et coll., 1975. Comparativement la population de Tiot n'a consommé que 2,9 kg/ha en 1978 et 3 kg/ha en 1979 (tableau 4).

RENDEMENTS ÉCOLOGIQUES.

Nous avons calculé pour la population de *M. maculatus* les mêmes taux d'efficacité de conversion de l'énergie que ceux déterminés au cours de l'étude du bilan individuel d'énergie de cette espèce, à savoir : l'efficacité de l'assimilation A/C ou capacité de l'animal à métaboliser l'énergie ingérée, le rendement écologique de croissance P/C où la production est ramenée à la quantité de matériel ingérée, le rende-

TABLEAU 1

Population de *Myrmeleotix maculatus* Thunb. de Lorigeril 1978 — Paimpont (Ille et Vilaine).

Dates d'échantillonnage	Nombre de jour entre 2 prélèvements	Nombre d'individus/m ²	Biomasse/m ²	Biomasse individuelle/m ²	Production en mg/m ²	Production de reproduction	Consommation d'O ₂ en ml/m ²	Fécès en mg/m ²	Consommation en mg/m ²
30 mai	0	3,8	7,54	1,98	—	—	—	—	—
30 mai-6 juin	7	4,76	14,39	3,02	7,54	—	2,14	2,3	13,2
6 juin-12 juin	6	4,06	18,82	4,63	4,45	—	5,9	13,5	42,2
12 juin-20 juin	8	2,04	16,55	8,11	7,10	—	7,39	25,9	42,4
20 juin-4 juillet	14	2,03	21,42	10,55	10,5	—	11,17	36,8	61,4
4 juillet-11 juillet	7	1,48	19,59	13,26	4,8	—	7,05	23,2	36,8
11 juillet-18 juillet	7	1,43	21,87	15,29	4,75	—	5,85	22,4	34,7
18 juillet-25 juillet	7	1,29	23,86	18,49	3,08	—	6,98	37,3	48,7
25 juillet-3 août	9	1,16	22,71	19,58	5,32	—	12,28	39,1	59,1
3 août-9 août	6	1,4	25,3	18,07	1,33	—	8,03	28,9	39,5
9 août-17 août	8	0,88	16,34	18,56	—	1,5	9,85	42,5	55,5
17 août-25 août	8	0,75	14,15	18,86	0,6	1,5	9,13	26,5	39,5
25 août-12 sept.	18	0,69	13,35	19,34	0,2	3,5	14,13	44,1	64,7
12 sept.-29 sept.	27	0,33	6,34	19,21	0,4	3,2	12,52	46,3	64,7
29 sept.-20 sept.	21	0,08	1,4	18	—	4	6,78	25,6	38,3
					T = 50,1 mg/m ² /an	T = 13,83 mg/m ² /an	T = 119,2 ml/m ² /an	T = 414,42 mg/m ² /an	T = 640,63 mg/m ² /an

Nombre d'individu, biomasse, biomasse individuelle, production calculée en utilisant la formule de WIEGERT 1965

$$\frac{1}{2} [N_i + N(i-1)] [W_i - W(i-1)]$$
 (voir texte), production de reproduction, consommation d'oxygène, fécès rejetées et quantité d'*Agrostis setacea* et *A. tenuis* consommées. Les totaux (T) sont donnés pour 1m² et par an.

ment de croissance tissulaire P/A qui définit le taux de conversion de la nourriture assimilée en matière vivante utilisable pour la croissance des larves et la reproduction des adultes et enfin le rapport P/R qui traduit la part relative de la production vis-à-vis du coût de maintenance de l'organisme dans les dépenses énergétiques liées à la respiration. Des valeurs basses de ce rapport indiquent qu'une plus grande part de l'énergie est utilisée pour la maintenance de l'animal aux dépens de la production de tissu.

L'efficacité de l'assimilation A/C oscille entre 32 et 37 % (tableau 4). On considère que les populations de *M. maculatus* étudiées métabolisent le tiers de l'énergie contenue dans la nourriture et en rejettent les deux tiers sous forme de fécès.

Le rendement écologique de croissance se situe entre 11 et 13 % (tableau 4), c'est-à-dire dans la gamme de valeurs indiquée par SLOBODKIN (1960).

L'efficacité de stockage de l'énergie ingérée est faible puisque c'est finalement seulement un peu plus de 10 % de l'énergie prélevée par l'Orthoptère sur la production primaire qui est transformée en production secondaire. Ce coefficient varie peu selon les populations étudiées. L'efficacité de stockage de l'énergie métabolisée est assez stable dans les populations étudiées : 34 à 37 %.

Le rapport P/R est assez élevé. 52 à 59 %, ce qui signifie que les dépenses énergétiques liées à la respiration sont en priorité le fait de la production. Les pertes qu'elle entraîne sont plus importantes que

TABLEAU 2

Population de *Myrmecotetix maculatus* Thunb. de Lorgetil 1979 Paimpont (Ille et Vilaine)

Dates d'échantillonnage	Nombre de jour entre 2 prélèvements	Nombre d'individus/m ²	Biomasse/m ²	Biomasse individuelle/m ²	Production en mg/m ²	Production de reproduction	Consommation d'O ₂ en ml/m ²	Fécès en mg/m ²	Consommation en mg/m ²
18 mai	0	5,54	7,6	1,37	—	—	—	—	—
18 mai-25 mai	7	6	8,77	1,462	7,6	—	2,330	—	11,5
25 mai-1 ^{er} juin	7	3,89	6,62	1,702	0,577	—	2,740	1,2	5
1 juin-11 juin	10	5,15	13,02	2,530	1,493	—	3,046	4,2	9,3
11 juin-18 juin	7	5,12	15,35	2,981	3,751	—	4,535	10,8	19,8
18 juin-25 juin	7	3,53	19	5,382	2,317	—	5,591	15,7	24,5
25 juin-5 juillet	10	1,36	10	7,692	10,38	—	4,937	29,7	52,8
5 juillet-10 juillet	5	1,34	16,24	12,119	5,648	—	1,475	8,6	16,6
10 juillet-20 juillet	10	0,61	10,67	17,492	5,932	—	4,276	26,9	40,6
20 juillet-27 juillet	7	0,38	7,58	10,947	4,836	—	3,110	13,2	22,1
27 juillet-2 août	6	1,26	25,5	20,238	1,227	—	1,798	8,2	11,8
2 août-9 août	7	1,18	23,86	21,330	0,2	—	7,770	31,7	40,3
9 août-16 août	7	1,47	31,73	21,585	1,32	1,5	7,334	39,5	40,2
16 août-23 août	7	1,29	28,12	21,798	0,65	1,5	10,861	39,3	53
23 août-10 sept.	18	1,41	28,69	20,348	0,26	3,9	24,337	91,3	120,2
10 sept.-4 oct.	24	0,48	10,56	22	—	5,4	35,464	133	176
4 oct.-24 oct.	20	0,19	4,36	22,9	—	4,3	10,180	38	55
					T = 46,2 mg/m ² /an	T = 15,14 ml/m ² /an	T = 129,79 ml/m ² /an	T = 481,3 mg/m ² /an	T = 698,4 mg/m ² /an

Nombre d'individu, biomasse, biomasse individuelle, production calculée en utilisant la formule de WIEGERT (1965)

$$\frac{1}{2} [N_i + N(i-1)] W_i \quad W(i-1) \text{ (voir texte), production de reproduction, consommation d'oxygène, fécès rejetées et quantité}$$
d'*Agrostis setacea* et *A. tennisi* consommée. Les totaux (T) sont donnés pour 1 m² et par an.

celles occasionnées par d'autres facteurs tels que l'activité des animaux ou le coût métabolique que nécessite leur maintien dans un environnement.

tail recueilli) une évaluation de la biomasse graminéenne a été également effectuée dans la formation pionnière incendiée de Tiot en juillet 1978, soit deux ans après le passage du feu

IMPACT SUR LA PRODUCTION PRIMAIRE.

La production primaire disponible pour les Orthoptères est celle correspondant essentiellement aux feuilles de graminées. La biomasse aérienne graminéenne a été calculée par F. FORGEARD (1977) dans la lande pionnière de Roc Fermu de type semblable à celle de Lorgetil.

Selon un protocole identique (fauchage de carrés de 0,25 × 0,25 m et séchage à 65° du matériel végétal

	Lande pionnière de Roc Fermu	Lande pionnière de Tiot en 1978 2 ans après incendie
	Biomasse en t/ha	Biomasse en t/ha
<i>Festuca trachyphylla</i>	1,18	0,09
<i>Agrostis tenuis</i>	0,43	0,48
<i>Agrostis setacea</i>	—	0,05
Total	1,6	0,62

TABLEAU 3
Populations de *Myrmeleotettix maculatus* Thunb. de Tiot 1978 et 1979 — Paimpont (Ille et Vilaine)

Dates de prélèvements	Nombre de jours entre 2 prélèvements	Nombre d'individus/m ²	Biomasse/m ²	Biomasse individu/m ²	Production en mg/m ²
ANNEE 1978					
28 mai	—	4,9	6,7	1,4	—
28 mai-4 juin	7	3,6	14,5	4,02	6,7
4 juin-9 juin	5	2,5	12	4,8	11,1
9 juin-17 juin	8	1,8	15,3	8,5	2,4
17 juin-24 juin	7	1,4	13	9,3	7,9
24 juin-7 juillet	13	1,2	14,4	12	1,2
7 juillet-17 juillet	10	0,6	9,7	16,2	0,5
17 juillet-24 juillet	7	0,9	15,3	17	0,4
24 juillet-2 août	9	0,8	15	18,7	0,7
2 août-17 août	15	0,7	13,2	18,8	1,3
17 août-12 sept.	26	0,2	4,4	22	—
12 sept.-19 sept.	7	0,3	6,7	22,3	1,3
19 sept.-13 oct.	24	0,2	4,4	22	—
T = 33,5 mg/m ² /an					
ANNEE 1979					
17 mai	—	2,62	3,6	1,37	—
17 mai-24 mai	7	1,72	3,36	1,9	3,6
24 mai-30 mai	6	2,03	3,93	1,94	1,15
30 mai-6 juin	7	1,57	3,6	2,29	0,07
6 juin-13 juin	7	1,74	5,11	2,94	0,63
13 juin-21 juin	8	1,56	8,52	5,46	1,08
21 juin-30 juin	9	0,92	6,24	6,78	4,09
30 juin-9 juillet	9	0,44	7,23	16,4	1,64
9 juillet-19 juillet	10	0,12	2,2	18,4	6,54
19 juillet-26 juillet	7	0,09	1,57	17,4	0,56
26 juillet-2 août	9	0,44	7,95	18,06	—
2 août-9 août	7	0,66	14,2	21,5	0,16
9 août-23 août	14	0,57	11,85	20,8	1,93
23 août-10 sept.	18	0,54	10,6	19,6	—
10 sept.-4 oct.	24	0,20	4,9	24,5	1,48
4 oct.-24 oct.	20	0,07	1,8	25,7	0,16
T = 23,09 mg/m ² /an					

Nombre d'individus, biomasse, biomasse individuelle, production. Le total T correspond à la production pour 1 m² et par an.

Connaissant la consommation des populations de *M. maculatus* de Lorgeril et de Tiot pendant les années 1978 et 1979, et à partir des biomasses graminéennes de Roc Fermu et de Tiot on peut évaluer l'impact de *M. maculatus* sur la production primaire, soit 0,4 % pour les années 78 et 79 à Lorgeril et 0,6 % en 1978 et 0,5 % en 1979 à Tiot. La part

de la production soustraite de l'acridien est donc d'une manière générale assez faible.

WHITE (1978) considère que les Orthoptères des régions alpines de Nouvelle-Zélande consomment en majorité 1 à 2 % de la production primaire et que leur impact dépasse rarement 6 %. MATSUMOTO (1971) évalue à 5 % l'impact d'une population de

Parapleurus alliaceus sur une prairie à *Miscanthus sinensis*. GYLLENBERG (1969) calcule que la consommation de *Chorthippus parallelus* ne dépasse pas 1,4 % de la production primaire annuelle. BAILEY et RIEGERT (1973) situent la part ingérée par *Encoptolophus sordidus costalis* entre 1,5 et 2,4 % de la production primaire, MISFAGEL (1978) à 0,8-1,9 % chez *Boottettix punctatus*. ANDRZEJEWSKA *et al.* (1967) ont montré que l'effet de la consommation des acridiens n'est pas uniquement limitée à la part du matériel ingéré car il s'ajoute à la consommation une fraction non utilisée due au comportement de prise alimentaire des Acridiens qui provoquent souvent lorsqu'ils attaquent une feuille, la chute de la partie terminale. Ils proposent de multiplier par 4,8 la consommation de l'animal. En utilisant le facteur

de correction des auteurs polonais, *M. maculatus* provoquerait la disparition de 2 à 3 % des parties vertes des plantes.

BILAN D'ÉNERGIE.

Les paramètres du bilan, à savoir C, P, F, calculés précédemment sont transformés en Joule (ou en calorie en sachant que 1 calorie = 4,184 Joules) en les multipliant par leur équivalent calorifique, mesuré à l'aide d'une microbombe calorimétrique. Ces valeurs énergétiques concernant les plantes ingérées, les fèces, la masse corporelle de chaque stade, les œufs et les exuvies sont données par GUEGUEN et DELAUNAY (1980 a).

TABLEAU 4

Bilan d'utilisation de l'énergie des populations de *M. Maculatus* pendant les années 1978 et 1979 dans les sites de Lorgerril et de Tiot.

		Lorgerril				Tiot			
		1978		1979		1978		1979	
Consommation	mg	640,63	100 %	698,42	100 %	392,8	100 %	298,8	100 %
	Kj	11,847		12,916		7,297		5,552	
Production de croissance	mg	50,1		46,2		33,5		23,09	
	Kj	1,077		0,993		0,720		0,496	
Production de reproduction	mg	13,83	13 %	15,14	11 %	7,57	13 %	5,72	11,5 %
	Kj	0,33		0,36		0,181		0,137	
Exuviation	mg	3,7		2,92		3,74		1,497	
	Kj	0,081		0,061		0,078		0,031	
Respiration	ml	119,200	21 %	129,790	21 %	81,484	23 %	56,680	21 %
	Kj	2,499		2,721		1,708		1,188	
Fécès	mg	414,42	67 %	481,3	68 %	251,7	63 %	201,8	67 %
	Kj	7,604		8,831		4,612		3,965	
A/C		33 %		32 %		37 %		33 %	
P/A		37 %		34 %		36 %		35 %	
P/C		12 %		11 %		13 %		12 %	
P/R		59 %		52 %		57 %		53 %	

A/C — rendement d'assimilation ; P/A — rendement de croissance tissulaire P/C = rendement écologique de croissance ; P/R — rapport de la production sur la respiration.

La chaleur perdue au cours de la respiration est obtenue en multipliant la consommation annuelle d'O₂ par le coefficient oxycalorique résultant du catabolisme des hydrates de carbone, soit 20,96 kJ par litre d'O₂. Les résultats sont consignés dans le tableau 4.

Les différences observées entre les bilans d'énergie des populations de *M. maculatus* d'une formation pionnière de lande non perturbée et d'une formation en processus de recolonisation après un incendie sont en 1978 d'ordre quantitatif et sont le reflet des différences de densité entre les deux populations. L'écart entre les éléments du flux d'énergie se creuse en 1979 où la consommation, la production, la respiration et l'excrétion sont de deux fois plus élevées à Lorgery qu'à Tiot.

Dans un milieu plus productif tel que la prairie canadienne RIEGERT et VARLEY (1973) ont montré que les valeurs de la production acridienne en milieu non brûlé ne dépassaient que de 1 à 3 % celle obtenue en milieu brûlé. Nos résultats attestent de façon globale les difficultés que rencontre la population de *Myrmeleotettix* de Tiot à se maintenir dans ce nouvel environnement.

L'impact de la population sur la production primaire, même s'il se situe à un niveau très bas, est plus élevé dans la zone incendiée de Tiot et semble également lié à la lenteur du processus de recolonisation végétale dans ce type d'écosystème pionnier.

L'utilisation et le flux d'énergie à travers les deux populations de *Myrmeleotettix* étudiées sont représentés dans le diagramme de la figure 3. Les résultats sont exprimés en kilojoules par m² et correspondent à la moyenne des deux années d'études. La production primaire indiquée correspond à la production de feuilles vertes de graminée qui est la seule source d'énergie disponible pour la population de *M. maculatus*.

L'impact sur la production primaire correspond à 2,5-3,2 %, mais seulement 0,4 et 0,6 % de cette énergie est véritablement ingérée, le reste retournant au compartiment décomposeur et s'ajoute au 0,3 % rejeté par les individus sous forme d'excréments.

Les exuvies, 5 à 8 % de la production secondaire, ne rejoignent pas entièrement le poste décomposeurs, selon BAILEY et RIEGERT (1973), celles-ci étant mangées par les individus. Pour notre part, nous n'avons pas observé ce phénomène dans nos élevages.

La production de reproduction, soit 0,012 % de la production primaire et 22 % de la production nette globale, correspond aux oothèques déposées par les femelles de *M. maculatus* dans le sol. Après un passage de 8-9 mois dans le milieu édaphique, les œufs, l'année suivante, permettront d'assurer la pérennité de la vie épigée de l'espèce.

Le schéma proposé montrant la répartition de l'énergie dans les différents postes du bilan énergétique, est incomplet puisqu'il ne prend pas en compte la part prélevée par les prédateurs sur la production tissulaire. En ce qui concerne les araignées, celle-ci correspond, selon VAN HOOK (1971) à 21 % de la production secondaire nette.

DISCUSSION

Les formations pionnières de landes peuvent être considérées comme des milieux peu productifs. Le couvert végétal y est clairsemé et la végétation rase. *Myrmeleotettix maculatus* est un Acridien caractéristique de ces milieux extrêmes puisque nous l'avons rencontré en forte densité, à la fois sur des croupes caillouteuses à 2 400 m d'altitude dans les Alpes et, en Bretagne, sur des dunes de la côte Sud du Morbihan.

La comparaison des paramètres bioénergétiques C, P, R et F et des coefficients écologiques est intéressante car, même s'ils s'adressent à des organismes taxonomiquement proches, puisqu'il s'agit d'Orthoptères, ceux-ci n'ont pas les mêmes capacités d'utiliser l'énergie, MISPAGEL (1978). De plus, la confrontation de nos résultats avec ceux obtenus dans des écosystèmes plus productifs ou moins productifs peut se révéler fructueuse car à la lueur de ces travaux de bioénergétique anciens et récents on peut

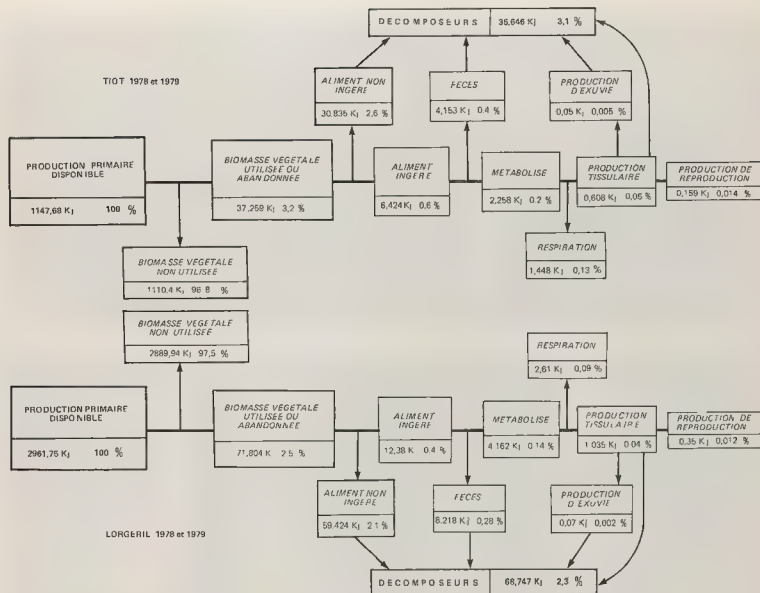


FIG. 3. — Bilan du transfert d'énergie dans les populations de *Mytilus edulis* dans les formations ponnères des Landes de Tiot et de Lorgeril (Paimpont, 35).

Les valeurs calorifiques sont données en Joule transformables en calories en les divisant par 4,184. Elles correspondent à la moyenne des estimations pour les années 1978 et 1979.

situer le niveau de productivité de la population de *M. maculatus*.

Une certaine réserve doit malgré tout être faite car, même si les objectifs du Programme Biologique International ont entraîné une certaine standardisation des méthodes, le nombre de paramètres à mesurer, les extrapolations nécessaires entre les données recueillies sur le terrain et celles du laboratoire pour établir un bilan d'énergie, GUEGUEN (1980 c), sont source d'erreur dans les estimations et la comparaison des paramètres bioénergétiques.

Si on examine la production de la population de *M. maculatus* dans une lande armoricaine, celle-ci ne correspond qu'à 3 % de celle déterminée par SMALLEY (1960) sur *Orchelimum fidecinium* et à 7 % de celle déterminée chez *Chorthippus parallelus* par GYLLENBERG (1969). Dans un milieu herbacé tropical, GILLON (1973) obtient des valeurs cinq fois supérieures à celles de notre population. Les résultats obtenus par RIEGERT et VARLEY (1973) sont du même ordre de grandeur. Par contre si on considère les écosystèmes moins productifs, les estimations de la production de trois espèces d'Orthoptères de prairies alpines par WHITE (1978) sont légèrement inférieures aux nôtres. Celles évaluées par DUKE et CROSSLEY (1975) sur *Trimerotropis saxatilis* est quatre fois plus faible que celle de *M. maculatus*. La différence est encore plus grande (facteur 15) vis-à-vis d'une espèce de milieu aride, *Boottettix*, étudiée par MISPAHEL (1978).

En ce qui concerne la consommation, nous avons montré (voir chapitre sur l'impact de la population sur la production primaire) qu'elle se situait à un niveau assez bas par rapport à celle estimée par divers auteurs.

Nous avons également comparé les coefficients écologiques.

Le rapport P/C de la population de *M. maculatus* est voisin de ceux calculés par WIEGERT (1965), GYLLENBERG (1969), RIEGERT et VARLEY (1973 b) et par GUEGUEN (1976), mais diffèrent notablement des taux d'efficacité d'espèces de milieux extrêmes déterminés par DUKE et CROSSLEY (1975) et MISPA-

GEL (1978), ou même de milieux productifs comme la savane tropicale où GILLON (1970, 1972, 1973) trouve des rendements variant entre 6,8 à 8 %. Selon WHITE (1978) le taux d'efficacité écologique P/C n'est pas seulement caractéristique de l'espèce ou du stade de développement mais également — et ceci en prenant l'exemple d'Orthoptères hivernants et non hivernants — du taux de développement et de la phénologie. Ainsi le rendement écologique de croissance P/C établi pour les populations de *M. maculatus* des landes armoricaines est proche de celui d'Acridiens colonisant des systèmes plus productifs. Il s'avère donc que la faible production de nos populations n'est pas liée à une utilisation importante de l'énergie ingérée vers des dépenses énergétiques liées au maintien de la population dans son environnement. Ce fait se trouve confirmé par l'examen du coefficient P/R qui est assez élevé par rapport à d'autres espèces, ce qui signifie que *M. maculatus* requiert moins d'énergie pour sa maintenance et son activité que pour sa production. Il est assez significatif à ce sujet de remarquer que les espèces colonisant des régions septentrionales ont un coefficient Production/Respiration plus élevé que celles de régions plus chaudes. BAILEY et RIEGERT (1973) recherchent une explication dans les basses températures que l'on trouve à ces hautes latitudes. Pour notre part, les conditions hygrométriques dont l'importance est généralement négligée dans les bilans d'énergie pourraient intervenir également, bien qu'il soit difficile dans les conditions naturelles de distinguer l'effet de la température de celui de l'hygrométrie.

Nous avons néanmoins montré, CHAUVIN et GUEGUEN (1978), chez la larve d'un Lépidoptère Tinéide, *Tinea pellionella*, espèce hygrophile mais pouvant se développer en milieu sec, qu'à 5 % d'hygrométrie relative, la production est très faible et le coefficient P/R très bas (8 %), alors qu'à 95 % d'HR elle est élevée (24,7 %) et le rapport P/R également (92 %). Dans cet exemple, la faible valeur de P/R, en atmosphère sèche, est bien en relation avec la forte dépense énergétique développée par la larve pour résister aux conditions défavorables du milieu, l'augmentation de

ce coût de maintenance se traduit par une respiration élevée (51 %)

L'ensemble des résultats présentés ici sur *M. maculatus* indique que les deux populations étudiées se placent parmi les moins productives des populations acridiennes ayant fait l'objet actuellement de recherches bioénergétiques. Néanmoins, l'examen des coefficients écologiques montre que l'espèce utilise l'énergie mise à sa disposition avec une efficacité satisfaisante pour un herbivore.

DUKE et CROSSLEY (1975) pensent que les paramètres énergétiques sont directement proportionnels à la production primaire nette du système. Ils établissent ainsi une corrélation entre la production d'Orthoptères (Y) et la consommation (X_1) ou l'assimilation (X_A) soit :

pour la consommation :

$$\text{Log}_N Y = -2,2730 + 1,0573 \text{ Log}_N X_1$$

$$r = 0,9892 \quad (1)$$

ou, pour l'assimilation et en utilisant la régression corrigée par WHITE (1978) :

$$\text{Log}_N Y = -1,0400 + 1,0625 \text{ Log}_N X_{(A)}$$

$$r = 0,9982 \quad (2)$$

Nous avons testé la validité des corrélations avec les résultats de *M. maculatus*

Ainsi pour la production de la population de Lorigeril : 0,353 kcal/m²/an la régression (1) nous donne

$$Y = 0,31 \text{ et la (2) } Y = 0,336$$

et pour celle de Tiot : 0,234 kcal/m²/an, nous avons

$$Y = 0,185 \text{ (1) et } Y = 0,22 \text{ (2)}$$

ce qui nous paraît une approximation suffisante.

Les auteurs tracent les deux courbes correspondant aux équations ci-dessus. Les points s'alignent vers le haut du graphe correspondent aux écosystèmes les plus productifs et ceux situés vers le bas, aux moins productifs. Le souhait des auteurs est de pouvoir, grâce à la mesure sur le terrain d'un ou deux paramètres bioénergétiques, déterminer tous les autres et de classer ainsi les systèmes en fonction de leur productivité.

Les valeurs de la population de *M. maculatus* de la formation pionnière témoin de Lorigeril se situent

à un niveau assez bas sur le graphe, mais celles concernant la population de la lande incendiée de Tiot se placent à un niveau très inférieur, ce qui semble en conformité avec la conclusion selon laquelle la baisse de la productivité, observée sur la population de la zone brûlée, est en relation avec la dégradation du milieu après l'incendie.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRZEJEWSKA (L.), BREYMEYER (A.), KAJAK (A.) et WOJCIC (Z.), 1967. — Experimental studies on trophic relationships of terrestrial invertebrates. In PETRUSEWICZ K. *Secondary productivity of terrestrial ecosystem*, 2, 477-496, Warszawa-Krakow.
- BAILEY (C.G.) et RIEGERT (P.W.), 1973. — Energy dynamics of *Encyrtolophus sordidus costalis* (Scudder), Orthoptera: Acrididae, in a grassland ecosystem. *Can. J. Zool.*, 51, 91-100.
- CHAUVIN (G.) et GUEGUEN (A.), 1978. — Développement larvaire et bilan d'utilisation d'énergie en fonction de l'hygrométrie chez *Tinea pellionella* L., Lepidoptera Tineidae. *Can. J. Zool.*, 56, 2176-2185.
- DUKE (K.M.) et CROSSLEY (Jr. D.A.), 1975. — Population energetics and Ecology of the rock grasshopper *Trimerotropis saxatilis*. *Ecology*, 56, n° 5, 1106-1117.
- FORGEARD (F.), 1977. — L'Ecosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. Thèse Doctorat III^e cycle. Univ. de Rennes, p. 1-220 + 26 p. d'annexes.
- GILLON (Y.) et GILLON (D.), 1967. — Méthodes d'estimation des nombres et des biomasses d'Arthropodes en savane tropicale. *Secondary productivity of terrestrial Ecosystems*. PETRUSEWICZ K. ed., p. 519-543.
- GILLON (Y.), 1970. — Caractéristiques quantitatives du développement et de l'alimentation d'*Orthochtha brachinemis* (Karsch. 1893), Orthopt. Acridinae, *Terre et Vie*, 3, 425-448.
- GILLON (Y.), 1972. — Caractéristiques quantitatives du développement et de l'alimentation d'*Anablepia granulata* (Ranme, 1929), Orthopt. Gomphocerinae. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, 5, n° 1, 373-393.
- GILLON (Y.), 1973. — Etude écologique quantitative d'un peuplement acridien en milieu herbacé tropical. Thèse de Doctorat d'Etat, 280 p. + 42 p. d'annexes.

- GILLON (D.) et GILLON (Y.), 1974. — Comparaison du peuplement d'invertébrés de deux milieux herbacés ouest-africains : Sahel et Savane préforestière. *Terre et Vie*, **28**, 429-474.
- GUEGUEN (A.), CHEROUVRIER (A.) et LEFEUVRE (J.C.), 1975. — Essai de détermination du régime alimentaire d'animaux herbivores à l'aide de phytolithes siliceux des Graminées et des Cypéracées. II. Application à l'étude du régime alimentaire des Orthoptères acridiens. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **281**, série D, 929-932.
- GUEGUEN (A.), 1976. — Recherches écologiques sur les Orthoptères des zones d'inculture de basse altitude; cas particulier de *Chrysocraon diapa* (Germ.). Thèse doct III^e cycle, Rennes, 176 + 44 p.
- GUEGUEN (A.), FORGEARD (F.) et LEFEUVRE (J.C.), 1977. — Répartition d'un peuplement orthoptérologique en fonction des unités de végétation dans une séquence de lande. *Botanica Rhedonica*, série A, n° 15, p. 19-27.
- GUEGUEN (A.) et DELAUNAY (G.), 1980 a. — Ecologie et bioénergétique d'une population de *Myrmeleotettix maculatus* Thunb. Orthoptera Acrididae dans une formation pionnière de lande armoricaine : I. Utilisation de l'énergie au cours du développement. *Bull. Soc. d'Ecologie*, sous presse.
- GUEGUEN (A.) et DELAUNAY (G.), 1980 b. — Ecologie et bioénergétique d'une population de *Myrmeleotettix maculatus* Thunb. Orthoptera Acrididae dans une formation pionnière de Lande armoricaine. II. Etude comparée d'une population dans un site non perturbé et dans une zone incendiée. *Bull. Soc. d'Ecologie*, p. 483-496.
- GUEGUEN (A.), 1980 c. — Bilan individuel d'énergie de *Myrmeleotettix maculatus* et extension des observations à une population naturelle colonisant une formation de Landes pionnières. *Bull. Soc. Ecophysiol.*, sous presse.
- GYLLENBERG (G.), 1969. — The Energy flow through a *Chorthippus parallelus* (Zett.), Orthopt. population on a meadow in Twarminne, Finland. *Acta Zool. Fenn.*, **123**, 1-74.
- MATSUMOTO (G.), 1971. — Estimation of population productivity of *Parapleurus alliaeus* (German.) on a *Miscanthus sinensis* (Anders.) grassland. II. Population productivity in term of dry weight. *Ecologia* (Berl.), **7**, 16-25.
- MISPAGEL (M.E.), 1978. — The Ecology and bioenergetics of the acridid grasshopper *Boettettix punctatus* on creosote bush *Larrea tridentata* in the Northern Mojave Desert. *Ecology*, **59**, 4, 779-788.
- PETRUSEWICZ et MC FAYDEN, 1970. — Productivity of terrestrial animals. IBP Handbook, n° 13. Oxford, 190 p.
- RIEGERT (P.W.) and VARLEY (J.L.), 1973. — Above ground invertebrates : III. Bioenergetics of grasshoppers. Matador Project. IPB Univ. of Saskatchewan. technical report n° 17, p. 1-60.
- SLOBODKIN (L.B.), 1960. — Ecological Energy relationships at the population level. *Amer. Natur.*, **94**, 213-236.
- SMALLEY (A.E.), 1960. — Energy flow of a salt marsh grasshopper population. *Ecology*, **41**, n° 4, 672-677.
- VAN Hook Jr. (R.E.), 1971. — Energy and nutrient dynamics of spider and Orthopteran populations in a grassland ecosystem. *Ecol. Monogr.*, **41**, 1-26.
- WHITE (E.G.), 1978. — Energetics and consumption rates of Alpine grasshoppers (Orthoptera Acrididae) in New Zealand. *Ecologia*, **33**, 17-44.

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE L'ÉCOLOGIE DES ARANÉIDES DES LANDES ARMORICAINES BILAN ACTUEL DES RECHERCHES

par A. CANARD

Laboratoire de Zoologie Générale et d'Ecophysiologie
Université de Rennes I
35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

Nous analysons les travaux d'écologie concernant les Aranéides des landes armoricaines auxquels nous ajoutons des résultats inédits. Les Aranéides constituent l'un des groupes numériquement les plus importants après les Acariens, les Collembolles et les Diptères. Leur densité peut atteindre 200-250 individus/m². Nous donnons pour une lande sèche une liste d'espèces avec leur localisation en fonction des unités de végétation.

SUMMARY

Ecological publications concerning armorican heathland Spiders are analysed, and some unpublished results are added. Araneida are one of the most numerous groups after Acaris, Collembolas, Dipteras. Their density reaches about 200-250 animals/m². A list of species found in a dry heathland is given with precisions about their localization in the vegetation.

MÉTHODES ET STATIONS D'ÉTUDE

Les stations armoricaines prospectées sont cartographiées figure 1.

L'étude critique des méthodes d'échantillonnage des Aranéides est effectuée dans un autre article de ce colloque, elle met en relief les aspects positifs de chacune dans la connaissance des peuplements. Nous donnons ci-après les méthodes de prélèvements et d'extraction mises en pratique par les différents auteurs :

GEORGES (1973), biocénomètre de 0,25 m² (4 à 6 échantillons) avec prélèvements de végétation, tri manuel; CHARTREL (1974), battage, parapluie « japonais »; BARNAUD (1976), 3 séries de 4 pièges « Barber » de 0,3 m de circonférence placés le long d'un transect de 1

km et ouverts une semaine sur trois; RICHARD (1978), carré de ramassage de 0,1 m² (5 à 10 échantillons) avec prélèvements de végétation et de sol, tri manuel; CANARD (1979) en strates arbustives, rameaux emprisonnés dans un sac de 0,05 m², tri manuel puis extraction au « Berlèse », en strates basses, carré de ramassage de 0,1 m² (1 fois par zone, 5 zones) tri manuel puis extraction au « Berlèse »; PENICAUD (1979), cylindre de ramassage de 0,25 m², chasse à vue sur cette surface répétée 65-78 fois par journée d'échantillonnage.

RÉSULTATS

Nous analysons en plus des données des auteurs cités d'autres, inédites, obtenues en lande mésophile (Maxent, Ile-et-Vilaine).

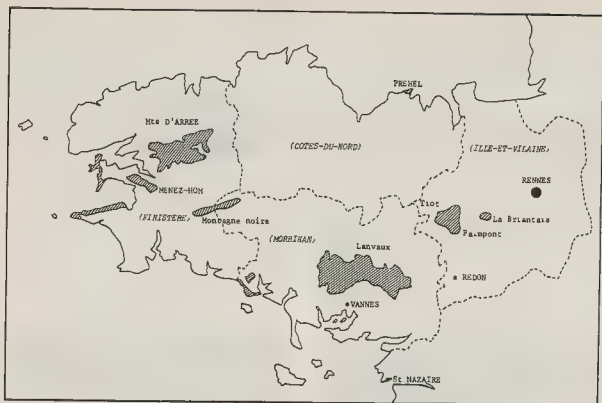


Fig. 1 — Situation des principales lacs du massif armoricain et des stations d'études.

ABONDANCE RELATIVE DES ARANÉIDES ET DENSITÉ MOYENNE ANNUELLE DU PEUPELEMENT.

Les résultats sont exprimés en pourcentages du nombre d'individus capturés. Nous comparons les Aranéides aux autres Invertébrés épigés à l'exception des Acariens, des Collemboles et des Diptères, groupes dont les densités de peuplement sont trop fortes. Ainsi BELLIDO (1975) estime les Collemboles et les Diptères à plusieurs milliers d'individus/m², et l'Acarien Oribate *Carabodes willmanni* Bernini peut dépasser dans certaines zones 60 000 individus/m². Or la densité des autres Invertébrés réunis ne dépasse pas 2 000 ind./m². Les résultats des différentes études sont regroupés dans le tableau I.

En classant les groupes par ordre d'abondance décroissante, nous constatons que les Aranéides occu-

pent les premières places (1^{er} à 5^e rang). Les valeurs d'abondance relative, généralement comprises entre 10 et 36 % en zones de végétation basse, sont un peu moins fortes en strates arbustives, entre 3 et 22 %. Dans une même station, la densité semble d'autant plus forte que la végétation est dense (CANARD, 1979).

COMPOSITION DU PEUPELEMENT D'ARANÉIDES ET DISTRIBUTION DES ESPÈCES.

GEORGES (1973) cite quelques espèces (déterminations, J.F. CORNIC), il note que les ERIGONIDAE représentent la plus grande partie du peuplement et que certaines espèces semblent spécifiques de chaque type de lande.

TABLEAU I

Données bibliographiques sur l'abondance relative et la densité moyenne annuelle des peuplements d'Aranéides dans des landes armoricaines (les Acariens, les Collemboles et les Diptères n'étant pas pris en compte).

Auteurs	Méthode, durée et année d'étude	Espèces ou groupements végétaux, stations	Abondance relative	Rangs et groupes systématiques précédant les Aranéides	Densités ind./m ²
GEORGES (1973)	Biacromètre, 7 mois 1973	Landes xérophile - Cap Fréhel " mésophile - "	36 % 24 %	1 2, Isopodes	24 58
CHARTREL (1975)	Battage - mois d'Août 1974	<u>Ulex europaeus</u> - Cap Fréhel (Ajonc d'Europe) - Mont d'Arrée (Cragou) - Paimpont - Landes de Lanvaux <u>Ulex galii</u> - Cap Fréhel - Monts d'Arrée (Cragou) <u>Ulex nanus</u> - Paimpont Landes de Lanvaux	12 % 11 % 17 % 13 % 43 % 11 % 6 % 22 %	3 Coléoptères, Isopodes 4, Homoptères, Collemboles Coléoptères 2 Collemboles 3 Psocoptères, Collemboles 1 2 Homoptères 3 Collemboles, Homoptères 2 Homoptères	-
CANARD (1979)	Carré de ramassage 1 an, 1976-1977	La Briantais - Groupement pionnier saxicole (proche Paimpont) Pelouse à <u>Festuca ovina</u> " " <u>Agrostis setacea</u> Landes basses Landes à <u>Ulex europaeus</u> strates basses Landes à <u>Ulex europaeus</u> strates arborescentes Strates arborescentes	4 % 10 % 17 % 26 % 34 % 3 % 3 %	4 Diptères, Coléoptères Hyménoptères Hyménoptères, Homoptères Hétéroptères 1 1 5 Thysanoptères, Psocoptères, Coléoptères, Collemboles 5 Homoptères, Psyllides, Thysanoptères, Coléoptères, Lépidoptères	8 54 247 129 188 - -
MILLARD (1978)	Carré de ramassage, 7 mois, 1978-79	Paimpont (Tiot) - Pelouse à <u>Agrostis setacea</u>	15 %	2 Coléoptères	91
CANARD (inédit)	Carré de ramassage, 1 an, 1976-77	La Musse - Landes mésophile	21 %	2 Coléoptères	192

* Le rang est la place, par ordre d'abondance relative décroissante, occupée par les Aranéides.

BARNAUD (1976) fournit une première liste des espèces capturées dans les Monts d'Arrée (déterminations, A. CANARD). Il convient de citer *Coelotes terrestris* (*) assez bien représenté dans les piègeages, capturé seulement sur les crêtes et le versant Nord, et habituellement présent dans des forêts froides (SIMON, 1937).

Nous avons étudié une lande sèche continentale et donné les listes de captures des Aranéides par zones de végétation. Les résultats par familles sont donnés dans le tableau II, ceux concernant les principales espèces dans le tableau III.

La comparaison des captures effectuées dans sept zones de végétation permet de distinguer trois groupes de peuplements (CANARD, 1979 et sous presse):

— En végétation ouverte et rase, groupements pionniers saxicoles et pelouse à *Festuca ovina*, la

richesse spécifique est faible (9 et 19 espèces). La famille la mieux représentée est celle des ERIGONIDAE: respectivement 26 % et 49 % des captures.

— En végétation fermée et dense, pelouse à *Agrostis setacea*, lande basse, strates basses de lande à Ajonc d'Europe, la richesse spécifique est élevée (29, 35 et 41 espèces). Les ERIGONIDAE et les LINYPHIIDAE représentent ensemble plus de la moitié des captures (respectivement: 39 %, 55 % et 62 %).

— En strates arborescentes, *Ulex europaeus*, *Sarothamnus scoparius*, plus de la moitié des individus (53 et 52 %) appartient au genre *Theridion* (THERIDIIDAE), les ERIGONIDAE et les LINYPHIIDAE sont presque totalement absents (1 % et 1 %).

Dans un travail en cours sur la faune des zones humides et mésophiles, des résultats annexés au tableau II concernant une lande mésophile font apparaître un peuplement formé de 54 % d'ERIGONIDAE et de LINYPHIIDAE. Les espèces les plus abondantes sont *Peponocranium ludicrum* (ERIGONIDAE), *Tapinocyba mitis* (ERIGONIDAE) et *Centromerus dilu-*

(*) La terminologie utilisée est celle du T. III du British Spiders (LOCKET, MILLIDGE et MERRETT, 1974) ou à défaut celle du T. VI des Arachnides de France (SIMON, 1914-1937).

TABLEAU II

Abondance relative (en pourcentage) des captures des principales familles d'Aranéides en fonction des zones de végétation sur deux landes des environs de Rennes : (La Briantais, La Musse).

Familles	Landes sèche (La Briantais)									
	Groupements saxicoles	Pelouse à <i>Festuca ovina</i>	Pelouse à <i>Agrostis setacea</i>	Landes basses	Landes à Ajoncs d'Europe			Strates arbustives Centa à baies	Landes mésophiles (La Musse)	
					Strates basses	Strate arbustive				
ATTIDAE			4	2				4		
DICTYNIDAE					1	12	3	1		
DRASSIDAE	21	19	5	2	1					
CLUBIONIDAE		5	16	9	13			4		
THOMISIDAE	11	5	16	1	1	17	16	4		
SALTICIDAE	21	11	4	1	2	11	3	3		
LYCOSIDAE	5		6	5	3			27		
AGELENIDAE		2	10	13	14			25		
THELPHIDAE	11		1	6	2	53	52	2		
ARANEIDAE	5			1		2	25	1		
ERIGONIDAE et LINYPHIDAE	26	59	39	55	62	1	1	54		

présentes et communes en landes sèches. Les LYCOSIDAE sont sensiblement mieux représentés sur la lande mésophile avec 27 % des captures, que sur la lande sèche (de 0 à 6 %).

ETUDES DE POPULATIONS.

Il y a très peu d'études de populations. Dans le Massif armoricain, un seul travail de ce type a été réalisé, par PENICAUD (1979), sur une espèce des landes mésophiles : *Pisaura mirabilis*. Cette étude comprend notamment une analyse de la distribution horizontale des individus au cours de leur cycle, des données sur l'évolution démographique et la production annuelle de la population.

DISCUSSION

En nombre d'individus, les Aranéides sont l'un des groupes dont l'abondance relative est la plus élevée parmi les Invertébrés épigés, hormis les Acariens et les Collembolles. On peut regretter que les biomasses des différents peuplements n'aient pas été évaluées; celle des Aranéides semble devoir être relativement plus importante que celle de certains groupes dont les individus, bien que nombreux, ont un poids individuel faible (ex. : Thysanoures, Homoptères Psyllidés, Psocoptères). L'intérêt des évaluations de biomasse est d'estimer la production par unité de temps et de surface. Une telle étude n'est envisageable pour les Aranéides qu'espèce par espèce, car les cycles de développement, très divers, ne sont pas toujours connus avec précision.

Les densités observées ici en zones de végétation dense sont de même ordre que celles notées par CHERRETT (1964) en Grande-Bretagne (Westmorland) dans les mêmes conditions. Les densités moyennes annuelles sont au moins indicatives. Des études ultérieures basées sur des prélèvements plus nombreux réduiront l'incertitude sur la densité moyenne.

Il faut noter qu'il existe peu de données mondiales sur les densités d'Araignées. Ceci tient surtout au fait que les méthodes absolues, qui seules en permettent l'évaluation, sont aussi plus contraignantes que les autres et sont donc moins utilisées.

Bien qu'il soit difficile, en l'absence de données suffisamment nombreuses, de préciser à quel point la présence des différentes espèces d'Aranéides est liée à une zone de végétation, nous constatons que :

— Plusieurs espèces sont capturées préférentiellement dans une zone de végétation précise, par exemple *Clubiona diversa* et *Xysticus erraticus* en pelouse à *Agrostis setacea*, *Dendryphantus rudis* et *Xysticus tortuosus* en strate arbustive d'*Ulex europaeus*.

— Des espèces trouvées en nombres importants dans une station ne l'ont pas été dans une autre (par exemple : *Coelotes terrestris* présent uniquement dans les Monts d'Arrée).

Les travaux de CHERRETT (1964), PEARSON et WHITE (1964) et MERRETT (1967, 1968, 1969 et 1976) sur les landes britanniques fournissent des listes d'espèces avec leurs densités ou l'abondance de leurs captures. Bien qu'il soit prématuré de faire des comparaisons exhaustives, nous constatons quelques différences avec les peuplements observés en Bretagne. Ainsi *Phaulothrix hardyi* et *Steatoda albomaculata* abondants dans les landes britanniques n'ont pas encore été observés dans les landes armoricaines.

Il n'y a pas encore de travaux publiés sur la phénologie des ARANEIDAE français, or de telles données existent en Grande-Bretagne (MERRETT, 1967, 1968 et 1969) et il serait intéressant d'établir des comparaisons à ce propos.

CONCLUSION

L'étude de l'écologie des Aranéides des landes armoricaines en est encore à son début. Ce groupe est pourtant l'un de ceux dont l'abondance relative en individus est la plus forte parmi les Invertébrés épigés (Acariens, Collemboles et Diptères exceptés). Les densités de peuplement, variables suivant les zones de végétation, sont d'autant plus fortes que la végétation est dense. Elles peuvent atteindre 200 à 250 ind./m². Des listes d'espèces ne sont données que pour deux stations (Monts d'Arrée : BARNAUD, 1976; environs de Rennes : CANARD, 1979). Dans une même station, il existe de grandes différences dans la composition des peuplements d'Aranéides de chacun des groupements végétaux; ces peuplements semblent plus nettement influencés par la structure de la végétation que par sa composition (CANARD, 1979 et sous presse).

La comparaison avec les résultats obtenus en landes britanniques est encore prématurée car ces derniers portent essentiellement sur la composition

faunistique et la phénologie. Ces données, respectivement partielles et absentes en landes armoricaines, font l'objet de nos travaux en cours.

BIBLIOGRAPHIE

- BARNAUD (G.), 1976. — Contribution à l'étude du fonctionnement des landes de l'Arrée: Intérêt de l'analyse de la distribution spatio-temporelle de quelques peuplements Arthropodiens dans la compréhension des effets de versants. *G.E.L.A. Rennes (D.G.R.S.T.), rapport interne n° 11*, 1-87.
- BELLIDO (A.), 1975. — Etude morphologique et écologique de *Carahodes willmanni* Bernini 1975 (Acari, Oribatei) dans une formation pionnière de la lande armoricaine. *Thèse 3^e cycle Rennes*, 1-74, 25 fig.
- CANARD (A.), 1979. — Données écologiques sur quelques Aranéides d'une lande sèche armoricaine. *Rev. Arachnol.*, 1978, 2 (1), p.
- CANARD (A.), sous presse. — Essai d'étude écologique quantitative sur quelques groupes d'Invertébrés épigés d'une lande sèche armoricaine. *Bull. Soc. Ecol.*
- CHARTREL (J.), 1974. — Contribution à l'étude des landes armoricaines. Evolution annuelle du peuplement entomologique des Ajoncs (cas particulier d'*Ulex europaeus*). *G.E.L.A. Rennes (D.G.R.S.T.)*, rapport interne n° 10, 1-24.
- CHERRETT (J.M.), 1973. — The distribution of spiders on the Moor House National Nature Reserve. West-morland. *J. anim. Ecol.*, 33, 27-48.
- GEORGES (A.), 1973. — Contribution à l'étude des landes armoricaines Faune globale: Evolution annuelle de quelques groupes d'Invertébrés. Tentative de mise au point d'un échantillonnage global et d'un appareil de tri polyvalent. *G.E.L.A., Rennes (D.G.R.S.T.)*, rapport interne n° 1, 1-39.
- LOCKET (G.H.), MILLIDGE (A.F.) et MERRETT (P.), 1974. British spiders, Ray Society, London, T. III, p. 1-234.
- MERRET (P.), 1968. — The phenology of spiders on heathland in Dorset. I. Families *Atypidae*, *Dysderidae*, *Gnaphosidae*, *Clubionidae*, *Thomisidae* and *Salticidae*. *J. Anim. Ecol.*, 36 (2), 363-374.
- MERRETT (P.), 1968. — The phenology of spiders on heathland in Dorset. Families *Lycosidae*, *Pisauridae*, *Agelenidae*, *Mimetidae*. *J. Zool., Lond.*, 156, 239-256.

- MERRETT (P.), 1969. — The phenology of linyphid spiders on heathland in Dorset. *J. Zool., Lond.*, **157**, 289-307.
- MERRETT (P.), 1976. — Changes in the ground-living spider fauna after heathland fires in Dorset. *Bull. Br. Arachnol. Soc.*, **3** (8), 214-221.
- PEARSON (R.G.) et WHITE (E.), 1964. — The phenology of some surface active Arthropods of moorland country in North Wales. *J. Anim. Ecol.*, **33**, 215-258.
- PENICAUD (P.), 1979. — Dynamique d'une population de l'Araignée *Pisaura mirabilis* L. dans une lande bretonne. Thèse 3^e cycle, Paris, 1-89, 29 fig., 21 tab.
- RICHARD (L.), 1978. — Contribution à l'étude du peuplement animal d'une zone pionnière de la lande. *G.E.L.A. Rennes rapport interne n°* 13, 1-42.
- SIMON (E.), 1914-1937. — Les Arachnides de France. T. 6 (1-5), Malfère édit., p. 1-1298.

REPRODUCTION AS A FACTOR IN THE CONSERVATION OF *CORONELLA AUSTRIACA* LAUR. IN SOUTHERN ENGLAND

by P. GODDARD* and I. F. SPELLERBERG

Department of Biology, The University, Southampton SO9 5NH

SUMMARY

1. The female reproductive cycle in *C. austriaca* is normally biennial.
2. Gestation lasts between three and five months depending upon the time of emergence from overwintering, the time of ovulation and local temperature conditions.
3. Births occurs at any time between late August and October.
4. The number of normal-looking young produced was not correlated with the snout-vent length of the female parent.
5. Litter size varied from one to six, with a mean of 3.9 ± 0.36 ($N = 14$). This figure is considerably lower than that previously reported in the literature for *C. austriaca* in England or France.
6. The following abnormalities in reproduction were detected at birth: non-fertilisation of ova, incomplete absorption of the yolk sac, aborted pigmented embryos and retention of a dead neonate in the body after birth. A number of still births were also observed.
7. In view of the possible small, stable nature of populations of *C. austriaca* in England, the most obvious conservation measure is to control the illicit removal of snakes from the habitat.

INTRODUCTION

In England the snake *Coronella austriaca* LAURENTI is limited in distribution to the heathlands

(sensu MOORE, 1962) of the southern counties, Dorset, Hampshire and Surrey. It is listed in schedule one of the Conservation of Wild Creatures and Wild Plants Act 1975. A preliminary investigation into the ecology of this species has been reported by SPELLERBERG and PHELPS (1977).

This present paper is concerned with the reproduction of *C. austriaca* found in two heathland study sites (hereafter referred to as site one and site two), in the New Forest, Hampshire.

As the smooth snake (*C. austriaca*) is difficult to locate, the sample size of specimens investigated here was small. However, this should not detract from the importance of the observations in regard to quantitative statements concerning the ecology of this species, because such information is necessary in order to formulate an objective conservation strategy for *C. austriaca*.

MATERIALS AND METHODS

The research was based upon GODDARD's results for a three-year (1976-1978 inclusive) field programme during which snakes were caught and marked. Individuals were marked by clipping the ventral scales using the techniques described by SPELLERBERG (1977).

* Presenter of paper.

Information on the reproductive cycle of *C. austriaca* was obtained by collating data collected on marked adult females caught in different years. Following capture, all female specimens were gently palpated (massaged in the region of their posterior abdomen) in order to assess their reproductive condition. If the snake was gravid a series of soft undulations (the developing ova) could be detected in the oviducts

In addition, some snakes were examined by radiography. The ova in the oviducts appeared in the X-ray photographs as a series of opaque spherical blotches. When the snake was near to parturition the skeletons of the developing embryos were also visible

Fecundity in *C. austriaca* was assessed by observing births in the laboratory. In 1976, 1977 and 1978, one, twelve and three female snakes were removed from the field with the intention of holding them in captivity until they gave birth. The sex of the new-born snakes was determined by the number of sub-caudal scales, and also the ratio of their tail length to their body length (see results of SPELLERBERG and PHELPS, 1977).

RESULTS

REPRODUCTIVE CYCLE.

Female snakes which contained ova in their oviducts were considered to have reached sexual maturity, thus those snakes with a snout-vent length greater than 30 cm were judged to be sexually mature.

Figure 1 shows the data obtained for sexually mature snakes caught from the month of June onwards. The information presented for 1972 to part of 1976 inclusive was compiled using records provided by SPELLERBERG.

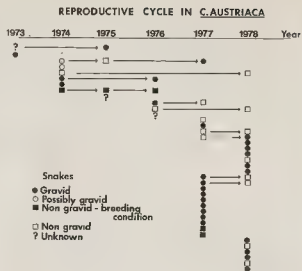


FIG. 1. — Reproductive cycle in *C. austriaca*.

The information presented was difficult to interpret because snakes were caught infrequently, and on occasion it proved impossible to assess their reproductive condition. Despite these difficulties, certain trends were discernible. Snakes appeared to include at least one resting year between breeding seasons and in two cases a two-year resting period is suggested (Fig. 1). In general the gaps which occur in the yearly schedule accord with the suggested biennial cycle. Where the cycle appears out of phase it is possible that a two-year resting period has been taken. However, one individual has been recorded in breeding condition in three consecutive years, although no positive occurrence of either embryos or birth was recorded.

TIME OF OVULATION AND BIRTH.

June and July were the earliest months in which ova were detected (by palpation or radiography) in the oviducts of potentially gravid *C. austriaca*. In the absence of histological evidence this was taken

to indicate that ovulation occurred sometime during these two months, and so the length of gestation was calculated as the number of days which elapsed between this time and the date of parturition in September or October. Using this procedure the length of gestation for twelve specimens of *C. austriaca* is presented in Table 1.

TABLE 1
Length of gestation in *C. austriaca*

Year	Snake no.	Date first determined gravid	Date when birth occurred	Place of birth *	Gestation length (days)	Study site
1976	1	11.6	2.9	C	83	1
1977	2	22.6	26.9	C	96	1
	3	23.6	5.10*	F	103	2
	4	19.7	24.9	C	67	2
	5	22.7	10.9	C	50	2
	6	22.7	29.9	C	69	2
	7	22.7	4.10	C	74	2
	8	22.7	4.10	C	74	2
1978	9	20.7	14.10*	F	85	1
	10	26.7	7.10	C	73	1
	11	12.7	2.10	C	87	1
	12	13.7	17.10*	F	95	1

* Midpoint of range of dates
 * C : captivity
 F : field

For snakes caught in June and July respectively the average gestation period was 96 ± 5.86 days ($N = 3$) and 74 ± 4.37 days ($N = 9$). These should be considered as minimum estimates.

Field evidence for the time of birth in *C. austriaca* is limited. On 10 October 1976 one post-partum female was captured on study site one. On 15 October 1978 five newborn snakes were found at the regular basking place of a gravid female which had been under observation for several days.

Snakes held in captivity gave birth in September and October (Table 1). In 1977 two snakes brought into the laboratory on 25 August and one snake

brought in on 9 September were released on 1 October still in a gravid condition. The results from the radiography examinations suggested that the two former snakes were carrying unfertilised ova, since there was no evidence of mineral skeletalization of the developing young despite the lateness of the season. The third snake was carrying four well-formed young but did not attempt to give birth in captivity. This specimen was recaptured on 7 October in a post-partum condition.

PRODUCTION OF YOUNG.

The number of normal-looking young produced (both alive and dead) for each of the thirteen litters born in captivity, plus one litter caught in the field, ranged from one to six with a mean value of 3.9 ± 0.36 ($N = 14$).

In three litters a total of nine apparently normal-looking young were born dead. One of these snakes had incompletely absorbed the contents of its yolk sac.

Three snakes were born alive but subsequently died, and in three litters an aborted pigmented embryo was born. In one litter, a dead neonate was retained in the body of the parent.

There were eleven infertile ova expelled with the new-born snakes at the time of birth. (One snake voided an infertile ova five days prior to the birth of normal young.)

The proportion of male to female snakes in each litter varied greatly (Table 2), although in 13 litters born in 1977 and 1978 the overall sex ratio was 22 males to 27 females plus one snake unsexed. This ratio was not significantly different from 1:1 ($\chi^2 = 0.5$, 12 d.f.; $P > 0.05$).

There was no correlation between the number of normal-looking young produced and the mean snout-vent length of the female parent (Fig. 2, $r = -0.14$, 13 d.f., $P > 0.05$).

TABLE 2

Sex ratio of normal-looking young from 13 litters born in 1977 and 1978

Litter number	Number of young	Number of males	Number of females
1	2	0	2
2	2	1	1
3	5	3	2
4	4	4	0
5	4	1	3
6	4	2	2
7	4	3	1
8	4	1	3
9	4	1	3
10	6	2	3 (+1 unsexed)
11	5	3	2
12	5	1	4
13	1	0	1
Total	50	22	27

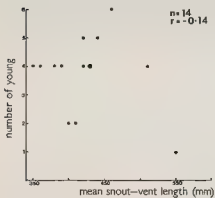


FIG. 2. — Number of normal-looking young produced versus snout-vent length in *C. austriaca*.

DISCUSSION

REPRODUCTIVE CYCLE.

SPELLERBERG and PHELPS (1977) in their preliminary study on *C. austriaca* in southern England concluded that the reproductive cycle in this species

was biennial. Similarly ANDRÉN and NILSON (1976) reported that in northern populations of *C. austriaca*, the reproductive cycle was biennial or triennial. The conclusions of these authors agree with the findings obtained in the present study. In central France, *C. austriaca* exhibits an annual reproductive cycle (DUGUY, 1961). Thus in common with *Vipera berus* (PRESTT, 1971), *C. austriaca* exhibits a prolonged breeding cycle in more northerly latitudes. SAINT-GIRONS (1957) suggested the phenomenon of biennial and triennial reproductive cycles was to be expected in cooler climates where the length of the activity season is the limiting factor in determining the accumulation of energy reserves.

There are exceptions to this generality. GREGORY (1977), working on a North American snake, has reported an annual reproductive cycle in *Thamnophis viridis parietalis* in the interlake region of Manitoba, Canada. Although the breeding cycle of this species still appears to be ultimately limited by the weather (affecting energy accumulation), the combination of communal denning with a complex spring emergence and mating behaviour, facilitates annual reproduction.

In southern England PRESTT (1971) has shown that female *V. berus* required at least one year between successive births in order to recoup their fat reserves for breeding, and the same would appear to be true in *C. austriaca*. In years when late birth coincides with a cold autumn, breeding in these two species will only occur once in three years.

TIME OF OVULATION AND BIRTH.

SPELLERBERG and PHELPS (1977) considered that *C. austriaca* had a gestation period of between six and seven months, whereas the results of the present investigation suggested a minimum gestation period of approximately three months. This latter estimate is supported by DUGUY (1961), who reported that *C. austriaca* in central France has a gestation period varying from two and a half to three months.

The discrepancy between these two English studies probably reflects different methods of calculating the

gestation period. SPELLERBERG and PHELPS (1977) based their estimate on the behaviour of the female snake in spring. That is, mating behaviour and regular basking were taken as an indication that gestation may have started. In contrast, in the present study the time of ovulation was taken to indicate the start of gestation. This was chosen as the more appropriate criterion, since the fact that females had mated or were undertaking prolonged bouts of regular basking could not in themselves influence the time of birth, if ova were not yet present in their oviducts. However, estimates using this criterion ideally depended upon finding individual snakes before and after ovulation had occurred. Unfortunately, this rarely happened. Thus, although ovulation was considered in the results to occur in June and July, it is perhaps preferable to use the earlier time in calculating gestation length, since definitely no ova were detected in the oviducts of females prior to this month. Using only June as the time of ovulation in *C. austriaca*, gestation would vary from three to five months, with birth occurring in either late August, September or October. This revised estimate is still less than that suggested by SPELLERBERG and PHELPS (1977). It is, however, in accord with the gestation length of *V. berus* (also an ovo-viviparous species) in southern England (SMITH, 1969; PRESTT, 1971).

The phenomenon of a spring ovulation in snakes is not unusual (FITCH, 1970; SHINE, 1977) since it ensures that females are gravid during a period of the year in which the incoming radiant energy and the ambient temperature are most likely to be conducive to embryonic development. Differences observed in the length of gestation between *C. austriaca* in different years probably relate to differences in the time of their spring emergence, ovulation and the weather during gestation. FITCH (1960) found that the length of gestation in *Agistrodon contortrix* was extended in cool, cloudy summers, and BLANCHARD and BLANCHARD (1940), FOX (1948) and ZEHR (1962) have shown that in *Thamnophis sirtalis* embryonic development is retarded by low temperatures.

The dates of birth recorded in the present study were in general agreement with similar reports in the literature for the same species (SMITH, 1969; SPELLERBERG and PHELPS, 1977). In France, DUGUY (1961) notes that the majority of births occurred during late August and the first two weeks of September. This is probably slightly earlier than in England, and since in France the activity season is generally longer (DUGUY, 1961), more time is available for the females to feed prior to entering hibernation. In this way, *C. austriaca* appears to be able to recoup sufficient energy reserves in the autumn and the following spring to allow annual breeding.

PRODUCTION OF YOUNG.

The reason for the high number of still-births observed in the present study is unknown. It has not been recorded before for *C. austriaca* although a similar phenomenon has been observed by GREGORY (1977) for *Thamnophis sirtalis parietalis*.

In snake populations the age or body size of the female is the most obvious influence on the litter size (TURNER, 1978). *C. austriaca* appears to be no exception to this general finding, although the strength or nature of the relationship is difficult to discern. With the exception of one specimen (5/6 9/10), larger females were found to produce larger numbers of ova (detected prior to birth) and larger litters. However, there is a wide size range in which there appears to be an almost constant relationship between the number of ova or young produced and the snout-vent length or weight of the female parent.

DUGUY (1961) in France, and SPELLERBERG and PHELPS (1977) in England, have both commented on this relationship. DUGUY, using Rollinat's data for fifty litters, concluded that fertility increases with the age of the female parent, although in a number of cases there was little variation in the number of young produced each year by the same individual.

SPELLERBERG and PHELPS (1977) found that the number of embryos by females (this is distinct from

the number of young produced) increased with the age of the snake. However, the relationship on re-analysis is quite variable, and SPELLERBERG and PHELPS' (1977) findings resemble those of the present study.

The sizes of the litters recorded at birth were quite low, although with one exception (5/6 9/10) they were within the overall range of two to 16 young reported for *C. austriaca* in the literature (DUGUY, 1961; BRUNO, 1966; SMITH, 1969; ANDRÉN and NILSON, 1976, and ARNOLD and BURTON, 1978).

Overall the mean litter size of 3.9 snakes was considerably lower than the 10 snakes per litter reported by APPLEBY (1971) for the same species. Unfortunately, APPLEBY presents no data in support of this estimate, and there are no other published figures for mean litter size in English populations of *C. austriaca* with which a further comparison can be drawn.

Using data presented in DUGUY (1961), the mean litter size for *C. austriaca* in central France may be calculated as 8.3 ± 0.32 snakes ($N = 50$). The difference between this figure and that found in the present study probably reflects geographical variation (FITCH, 1970). However, the data collected so far is inadequate to reliably test this hypothesis.

Surprisingly, the smallest litter size in the present study was recorded from the largest snake (code clipped 5/6 9/10). This birth appeared to be anomalous since the specimen weighed over 60 g and was in a healthy condition, suggesting a high fertility. From radiographic evidence and observations after birth, only four ova were present in the oviducts. The ova furthest from the cloaca was the one which had been fertilised.

A number of possible explanations exist to explain the low number of ova present in the oviducts. Firstly, assuming ovulation was normal, infertile ova may have been resorbed or expelled from the oviducts. Both these occurrences have been noted in *C. austriaca* by Rollinat (DUGUY, 1961), and the latter occurrence in the present study. Secondly, it

is possible that at ovulation, ova fell into the body cavity rather than entering the oviducts. Rollinat found that ova were frequently transferred from one ovary to the contra-lateral oviduct, and occasionally ova were found lodged in the peritonea. These 'ectopic embryos' (*sensu* SHINE, 1977) would have been resorbed. Thirdly, only four ova may have been ovulated. SHINE (1977) found that in the ovaries of occasional specimens of Australian elapids, ovulation of one or two mature follicles had not occurred. Fourthly, the explanation could be a combination of any or all of the above hypotheses. In every instance, underlying the proposed explanation is the further hypothesis that the female received only enough spermatazoa (for whatever reason) to fertilise one ova.

REPRODUCTION AND CONSERVATION.

The phenomena of abnormalities in embryonic development, still birth and low litter size will all tend to reduce the number of young produced per year in populations of *C. austriaca*. This will be accentuated by the biennial or triennial reproductive cycle in this species in England. In consequence, the potential number of juvenile snakes available for recruitment to the breeding population will be low. The exact number of snakes reaching sexual maturity will depend upon the rate of juvenile mortality, and if this is particularly high there may be zero recruitment in unfavourable years. In such situations population declines may be prevented by a high adult survivorship. Thus it would not be unlikely for *C. austriaca* in England to exist in small, stable populations.

Conservation measures for this species should therefore be primarily directed towards preventing any unnatural increases in either juvenile or adult mortality. In this respect, the most obvious measure is to strictly control the illicit removal of snakes from the habitat.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to acknowledge the Forestry Commission and the Nature Conservancy Council for their co-operation in this research.

Goddard would especially like to thank the British Ecological Society for a post-graduate award to attend the BES/SEF symposium

REFERENCES

- ANDREN (C.) & NILSON (G.), 1976. — Hasselsnoken (*Coronella austriaca*), en utrottningshotad ormart ! *Fauna och Flora*, **71**, 61-76.
- APPLEBY (L.G.), 1971. — *British Snakes*. John Baker, London
- ARNOLD (E.N.) & BURTON (J.A.), 1978. — *A field guide to the reptiles and amphibians of Britain and Europe*. Collins, London
- BLANCHARD (F.N.) & BLANCHARD (F.C.), 1940. — Factors determining time of birth in the garter snake *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Linnaeus). *Pap. Mich. Acad. Sci. Aris Lett.*, **26**, 161-76.
- BRUNO (S.), 1966. — Sulle specie del genere *Coronella* LAURENTI viventi in Italia. *Atti. Acc. Gioenia Sc. Nat. Ser. VI.*, **18**, 99-117.
- DUGUY (R.), 1961. — Le cycle annuel d'activité de *Coronella austriaca* LAUR. *La terre et la Vie*, **15**, 401-435.
- FITCH (H.S.), 1960 — Autecology of the copperhead. *Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.*, **13**, 85-288.
- FITCH (H.S.), 1970 — Reproductive cycles in lizards and snakes *Univ. Kans. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist.*, **52**, 1-247
- FOX (W.), 1948. — Effect of temperature on development of scutellation in the garter snake, *Thamnophis elegans atratus*. *Copeia*, **1948**, 252-62.
- GREGORY (P.T.), 1977. — Life history parameters of the red-sided garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*) in an extreme environment, the interlake region of Manitoba. *Nat. Mus. Nat. Sci. Publ. Zool.*, **13**, 1-44.
- MOORE (N.W.), 1962. — The heaths of Dorset and their conservation *J. Ecol.*, **50**, 369-91.
- PRESTT (I.), 1971. — An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *J. Zool. Lond.*, **164**, 373-418
- SAINT-GIRONS (H.), 1957. — Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* (L.) dans l'ouest de la France. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **19** (3), 284-350.
- SHINE (R.), 1977. — Reproduction in Australian elapid snakes II. Female reproductive cycles. *Aust. J. Zool.*, **25**, 655-66.
- SMITH (M.), 1969. — *The British Amphibians and Reptiles*, 4th Ed. Collins.
- SPELLERBERG (I.F.), 1977. — Marking live snakes for identification of individuals in population studies. *J. Appl. Ecol.*, **14**, 137-138.
- SPELLERBERG (I.F.) & PHELPS (T.E.), 1977. — Biology, general ecology and behaviour of the snake *Coronella austriaca* LAURENTI. *Biol. J. Linn. Soc.*, **9**, 133-164.
- TURNER (F.B.), 1978. — The dynamics of populations of squamates, crocodilians, and rhynchocephalians. In *Biology of the Reptilia*, Vol. 7. (Ed. by C. Gans and D.W. Tinkle), 157-264.
- ZEHR (D.R.), 1962. — Stages in the normal development of the common garter snake, *Thamnophis sirtalis sirtalis*. *Copeia*, **1962**, 322-29.

DYNAMIQUE DE LA REPRODUCTION DE LA LINOTTE MÉLODIEUSE (*ACANTHIS CANNABINA*) SUR UNE LANDE BRETONNE

par M.C. EYBERT

Station Biologique de Paimpont
35380 Piélan-le-Grand

La Linotte mélodieuse (*Acanthis cannabina*), espèce extrêmement fréquente en Bretagne, se reproduit régulièrement sur la lande. Selon le type de lande considéré, elle représente 16 à 38 % de l'avifaune nicheuse (EYBERT, 1973). Il nous a donc paru intéressant d'étudier la dynamique d'une population de Linotte mélodieuse dans une lande moyenne pendant cinq saisons successives de reproduction. Située dans la région de Paimpont (Bretagne intérieure), cette lande est essentiellement constituée d'ajoncs (*Ulex europaeus*) épars, de un mètre de hauteur en moyenne (fig. 1). Un observateur peut donc repérer avec certitude l'emplacement des nids, le comportement des oiseaux pendant la construction des nids et pendant le nourrissage des jeunes, ainsi que les manifestations comportementales territoriales des individus cantonnés.

La population de Linottes, qui se reproduit en Bretagne, quitte cette région aux environs du 10 octobre (observation effectuée entre 1973 et 1977) pour hiverner dans le sud de l'Espagne ou dans le nord du Maroc (МАНЕО, 1969). En Bretagne, selon les conditions météorologiques, les premières arrivées sont enregistrées dès la fin du mois de mars. Elles s'échelonnent tout au long du mois d'avril. Cependant, un décalage dans le temps est noté entre les arrivées observées en Bretagne méridionale et celles décelées en Bretagne intérieure. Les premières Linottes arrivent sur la lande moyenne de Paimpont

entre le 10 et le 15 avril. Cette période correspond à l'intensité maximale du passage au niveau des côtes méridionales bretonnes. Dès leur retour en Bretagne, les mâles se cantonnent dans le biotope qui leur paraît le plus favorable à l'édification des nids. En particulier, ils recherchent une zone ouverte, un site de nid convenable, des endroits surélevés qui servent de poste de chant ou de surveillance avant de regagner leurs nids, des zones trophiques proches de leur lieu de nidification (TAST, 1970). Ces conditions se trouvent réalisées sur notre secteur d'étude. Il n'est donc pas étonnant que la densité de Linottes nicheuses y atteigne une valeur proche de celles (40 nids pour moins de 2 ha) enregistrées par NEWTON (1972).

Le comportement grégaire de la Linotte observé pendant la période hivernale se maintient au cours de la saison de reproduction. Le mâle défend un territoire très restreint. Les groupes d'adultes exploitent ensemble les zones trophiques avoisinantes (champs et cultures) (GÉROUDET, 1957).

I. — TECHNIQUE D'ÉTUDE

Durant cinq saisons de reproduction (de 1973 à 1977), les nids de Linottes ont été systématiquement



FIG. 1. — Carte de végétation de la parcelle étudiée.

recherchés sur une lande moyenne de 17 610 m², quadrillée de repères distants les uns des autres de 20 m.

Deux saisons de nidification (1976 et 1977) ont présenté des particularités intéressantes qui ont permis de mettre en évidence l'impact de certains facteurs écologiques sur la dynamique de la population de Linottes. En effet, le printemps 1976 a été une période sèche comme en témoignent les diagrammes ombrothermiques de Gaussens (fig. 2), et a offert des conditions favorables à la nidification de la Linotte. Dans la région de Paimpont, cette sécheresse a favorisé d'importants incendies de landes. Aussi, au printemps suivant (1977), par suite d'une diminution considérable de sites habituels de nidification,

la lande moyenne étudiée a été le refuge de nombreux couples de Linottes. En effet, la lande a accueilli 21 couples en moyenne de Linottes pendant la saison de reproduction 1973, 1974 et 1975, 40 couples au printemps 1976 et 69 couples au printemps 1977.

Chaque nid répertorié est suivi au cours de la saison de reproduction : les nombres d'œufs puis de jeunes, les durées de couvaison et de nourrissage, la hauteur de la végétation proche des nids et les distances entre ces derniers sont également notés.

II. — LA PONTE ET L'ÉLEVAGE DES JEUNES

1) DATES DE PONTE.

Pendant la saison de reproduction, la femelle pond un œuf par jour. Le début de l'incubation commence seulement après la ponte du dernier œuf. Ce résultat infirme les observations de WITHERBY (1958). Selon cet auteur, la femelle couve dès le début de la ponte.

Afin de mettre en évidence l'évolution saisonnière de la reproduction, les dates de début de ponte ont été regroupées par périodes de 8 jours. Selon les années, ces dates varient légèrement en fonction des conditions atmosphériques. Sur l'ensemble des cinq saisons de reproduction, le nombre de pontes passe par deux maximum, l'un situé entre le 22 avril et le 8 mai, et l'autre entre le 1^{er} et le 9 juin (fig. 3). Ces deux pics correspondent respectivement aux périodes préférentielles des débuts de la première et de la seconde ponte. Ainsi, pour les Linottes qui fréquentent la lande moyenne de Paimpont, la première ponte s'échelonne pendant une durée (du 15 avril au 15 mai) nettement plus longue que celle de la seconde ponte (du 2 au 9 juin). Les pontes qui se produisent entre le 15 mai et le 25 mai doivent correspondre à des couvées de remplacement entraînées par l'abandon des nids. Il ne semble pas exister de troisième ponte et les nids trouvés en fin de saison

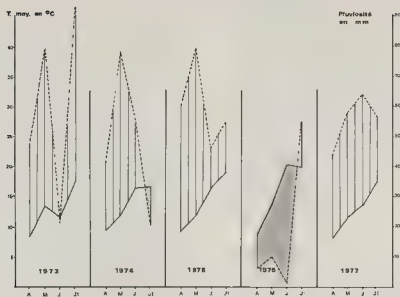


FIG. 2. — Diagrammes ombrothermiques établis sur cinq périodes de 1973 à 1977, dans la région de Paimpont. (En traits pleins : courbe de pluviosité; En traits pointillés : courbe de température; En pointillés : périodes sèches; En hachures : périodes humides).

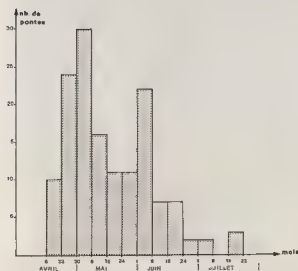


FIG. 3. — Evolution saisonnière des débuts de ponte (établis sur cinq saisons de reproduction, de 1973 à 1977).

paraissent être dus à des échecs antérieurs, comme le décrivent TAST (1970) en Finlande et NEWTON (1972) en Grande Bretagne.

Nos résultats confirment les observations de STROKOV (1962), de FROCHOT et PETITOT (1964), de TAST (1970), de NEWTON (1972) et celles de HANDTKE (1972). Cependant, si les premières pontes de la population de Linottes cantonnées en région de Paimpont se produisent 8 jours après celles de la population de Bretagne méridionale (MAHEO, 1969), elles s'effectuent 8 à 15 jours avant celles des populations de Côte d'Or (FROCHOT et PETITOT, 1964), d'Allemagne (HANDTKE, 1972), de Grande-Bretagne (NEWTON, 1972), ou de Finlande (TAST, 1970), et trois semaines avant celles de la région de Moscou (STROKOV, 1962). La date de la première ponte varie donc en fonction de la latitude. Ces variations soulignent les possibilités adaptatives de la linotte aux conditions trophiques optimales des régions dans lesquelles elle niche.

2) NOMBRE D'ŒUFS PAR PONTE.

Au cours des cinq saisons de reproduction (de 1973 à 1977), 146 observations de pontes complètes

ont été réalisées. Seul, le nombre d'œufs par ponte durant la saison de reproduction 1974 est significativement différent (Tabl. 1) du nombre d'œufs

TABLEAU 1

Evolution annuelle de la taille des pontes : moyennes et limites de l'intervalle de confiance au risque de 5 % calculées sur l'ensemble des couvées (n étant le nombre d'observations)

	Nombre d'œufs/ponte	Limites de l'intervalle de confiance (au risque de 5%)
1973 n = 21	4,24	4,00 - 4,47
1974 n = 19	4,05	3,71 - 4,39
1975 n = 17	4,59	4,27 - 4,90
1976 n = 37	4,49	4,30 - 4,57
1977 n = 52	4,30	4,22 - 4,55

par ponte des périodes de reproduction des années suivantes (1975, 1976, 1977). La valeur moyenne du nombre d'œufs par ponte calculée sur l'ensemble des données est égale à $4,39 \pm 0,08$.

Cette valeur est égale à 4,63 pour les Linottes cantonnées en Côte d'Or (FROCHOT et PETITOT, 1964), à 4,8 pour celles résidant en Grande-Bretagne (NEWTON, 1972) et à 4,92 pour la population de l'Allemagne (HANDTKE, 1972). Il existe donc un gradient croissant du nombre moyen d'œufs par ponte depuis la Bretagne intérieure jusqu'au Nord-Est de l'Europe.

Ce phénomène général (Loi de Hesse) est en liaison avec la dynamique de l'espèce : les linottes plus nordiques, qui subissent des conditions météorologiques plus rigoureuses susceptibles d'entraîner la disparition de nombreux individus et spécialement au cours de la migration compensent cette perte par une fécondité accrue (LACK, 1968; DORST, 1971).

Dans la lande moyenne de Paimpont, au cours des cinq années de reproduction étudiées, le nombre

d'œufs par ponte, en seconde couvée, est supérieur à celui de la première couvée (Tabl. 2). Cependant, seules sont significatives les différences enregistrées entre le nombre d'œufs par ponte de la première et de la seconde couvée durant la saison 1977.

Toutefois, en additionnant les données recueillies entre 1973 et 1977, la taille de la ponte, au cours de la seconde couvée, augmente de manière significative, au risque de 1 %.

Nos résultats confirment les observations de FROCHOT et PETITOT (1964) effectuées en Côte d'Or, celles de HANDTKE (1972) en Allemagne et celles de NEWTON (1972) en Grande Bretagne. Dans ces régions, la ponte la plus précoce est toujours numériquement la plus faible. Ces faits sont en relation avec l'augmentation de la longueur du jour qui permet une augmentation de l'ovulation et des possibilités accrues de nourrissage du point de vue qualitatif et quantitatif.

TABLEAU 2

Evolution saisonnière du nombre moyen d'œufs par ponte en 1° et en 2° couvée (intervalle de confiance calculé au risque de 5 %), n étant le nombre d'observations.

	Première couvée		Deuxième couvée	
	n	Nbe d'œufs/ponte	n	Nbe d'œufs/ponte
1973	11	$4,090 \pm 0,369$	10	$4,400 \pm 0,363$
1974	14	$4,000 \pm 0,301$	5	$4,200 \pm 1,359$
1975	11	$4,454 \pm 0,454$	6	$4,833 \pm 0,421$
1976	19	$4,315 \pm 0,317$	18	$4,666 \pm 0,240$
1977	34	$4,323 \pm 0,180$	16	$4,687 \pm 0,254$
Total	89	$4,258 \pm 0,102$	55	$4,611 \pm 0,137$

3) TAILLE DES ŒUFS.

La taille des œufs a été calculée sur un effectif de 54 œufs. La longueur moyenne est égale à $17,15 \text{ mm} \pm 0,27$; la largeur moyenne à $12,78 \text{ mm} \pm 1,37$. Que les œufs soient embryonnés ou qu'ils soient clairs, leurs mensurations sont tout à fait comparables. De même, ces mensurations sont sensiblement

équivalentes à celles (18 mm $\times$ 13 mm) trouvées par GÉROUDET (1957) et celles (18,04 mm $\times$ 13,31 mm) établies par WITHERBY (1958).

4) DURÉE D'INCUBATION ET DU SÉJOUR AU NID DES JEUNES.

Pour les nids trouvés sur la lande moyenne de Paimpont, la durée d'incubation et celle d'élevage des jeunes ont pu être établies. Le tableau 3 résume ces données.

Pour les Linottes de la lande moyenne de Paimpont et pendant les cinq saisons de reproduction, la durée d'incubation (12 à 13 jours) est comparable à celles établies par GÉROUDET (1957) (12 à 13 jours), par WITHERBY (1958) (11 à 12 jours), ou par HANDTKE (1972) (11,5 jours). Par contre, elle est nettement inférieure à la durée d'incubation (14 à 18 jours) déterminée par STROKOV (1962), pour la population de linottes cantonnées dans la région de Moscou.

En ce qui concerne l'élevage des jeunes, les linottes mélodieuses qui se reproduisent en Bretagne intérieure semblent consacrer un temps sensiblement plus long au nourrissage de leurs jeunes au nid que les temps rapportés par GÉROUDET (12 à 14 jours) et par WITHERBY (11 à 12 jours).

Dans la lande moyenne de Paimpont, les durées d'incubation et celles d'élevage des jeunes pendant

TABLEAU 3

Durée d'incubation et du séjour au nid des jeunes de Linotte (en jours) avec l'intervalle de confiance correspondant (au risque de 5 %)

	Durée d'incubation	Durée de séjour au nid des jeunes
nids de première couvée	13,3 $\pm$ 0,6	15,8 $\pm$ 0,6
nids de seconde couvée	12,1 $\pm$ 0,5	13,3 $\pm$ 0,9
Totalité des nids	12,8 $\pm$ 0,4	14,6 $\pm$ 0,7

la première couvée et pendant la seconde ont été comparées. Elles sont significativement (au risque de 1 %) plus courtes en fin de saison.

Ces faits sont en relation avec la température extérieure et la durée de l'éclairement qui, en augmentant au cours de la période de reproduction, permettent, en fin de saison de nidification, une vitesse d'incubation des œufs plus rapide et une alimentation des jeunes plus abondante.

III. — DYNAMIQUE DE LA REPRODUCTION

1) NOMBRE DE JEUNES A L'ENVOL.

Au cours des cinq saisons de reproduction, 642 œufs ont été trouvés sur la lande moyenne. 307 jeunes volants en sont issus. Le tableau 4 résume les données.

TABLEAU 4

Evolution annuelle des taux de réussite des première et seconde couvées sur l'ensemble de la saison de reproduction et sur la moyenne de 5 années.

	Nbe d'œufs pondus	Nbe de jeunes volants	Pourcentage de réussite 1 ^{re} couvée	Pourcentage de réussite 2 ^e couvée	Pourcentage de réussite total
1973	84	43	36,0	70,4	51,2
1974	77	32	39,3	47,6	41,6
1975	78	40	36,7	75,9	51,3
1976	170	90	64,6	42,0	52,9
1977	233	102	38,8	53,3	45,8
Total	642	307	43,3	54,1	47,8

Pour l'ensemble des cinq saisons de reproduction, le taux de réussite moyen calculé est de 47,8 %. Les variations annuelles de ce taux, non significatives, oscillent entre 40 et 50 %.

Il ne semble pas exister de rapport entre le nombre moyen d'œufs par ponte et le taux de réussite de la couvée malgré la concordance de ces deux valeurs

au printemps 1974. Les chances de réussite des couvées sont tributaires des conditions météorologiques et, en particulier, du nombre de jours de pluie durant la saison de reproduction. En effet, il existe une corrélation nette ($r = -1$) entre le taux de réussite global des couvées et le nombre total de jours de pluie déterminé entre le mois de mai et le mois de juillet (un jour de pluie étant, selon les normes de la météorologie, un jour où il tombe plus de 0,1 mm d'eau) (Tabl. 5) (1).

TABLEAU 5

Nombre de jours de pluie et d'heures d'ensoleillement entre les mois de mai et de juillet au cours de l'année 1973 à l'année 1977.

Années	Nbe de jours de pluie	Nbe d'heures d'ensoleillement
1973	39	667
1974	53	724
1975	33	789
1976	26	883
1977	45	565

En revanche, aucune relation directe n'existe entre la quantité d'eau totale tombée entre les mois de mai et de juillet et le nombre de jeunes à l'envol.

Parallèlement, il existe une corrélation positive (non significative cependant) entre le nombre d'heures d'ensoleillement et le taux de réussite des nichées (fig. 4).

Le pourcentage de réussite est toujours plus faible en première couvée qu'en seconde, excepté pour la saison de nidification 1976.

Il existe un équilibre entre le taux de réussite de la première et celui de la seconde couvée comme en témoignent les variations faibles du taux global de réussite. En effet, nous avons une corrélation négative

(1) Etant donné le nombre faible de valeurs, nous avons préféré calculer le coefficient de corrélation de Spearman, calcul qui permet d'établir une corrélation entre deux variables sans rien exiger des lois de probabilité des variables considérées.

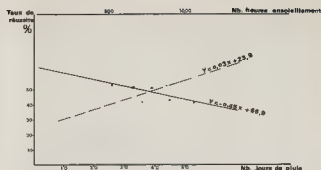


FIG. 4. — Taux de réussite global des couvées en fonction du nombre de jours de pluie (données empiriques et droite de régression en trait continu), et, en fonction du nombre d'heures d'ensoleillement (données empiriques et droite de régression en traits discontinus).

significative ($r = -0,9$) entre le taux de réussite d'une couvée et celui de la suivante.

Ces résultats mettent en évidence une régulation dans la population. Comme pour la taille des pontes, un ajustement se réalise entre la nourriture disponible et la réussite des couvées (LACK, 1968) : les jeunes oisillons sont nourris exclusivement de petites graines. La quantité de graines disponibles augmente lors de la seconde couvée. En effet, le printemps 1976 a été particulièrement sec et chaud et les graines des plantes prairiales sont arrivées à maturité plus tôt dans la saison. Aussi, la première couvée a particulièrement réussi puisqu'elle est 20 à 30 % supérieure à ce qu'elle est habituellement. Par contre, la seconde couvée a subi un échec relatif.

Le rapport du nombre de jeunes volants sur le nombre d'adultes reproducteurs évolue de la façon suivante :

1973	1974	1975	1976	1977
0,86	0,80	1,11	1,12	0,74

La valeur la plus faible de ce rapport en 1977 montre que le taux de croissance de la population à la sortie du nid dépend de la densité des couples nicheurs : l'augmentation très forte du nombre de couples reproducteurs au cours de la saison 1977, a entraîné une diminution notable de ce taux.

2) PRÉDATION.

Difficile à appréhender au niveau des adultes, la prédation constitue le principal facteur de mortalité au nid (NICE, 1957), où elle s'exerce à la fois sur les œufs et sur les jeunes.

Comme toutes les espèces construisant un nid dans la végétation, la Linotte subit une prédation plus importante que les espèces qui utilisent les cavités pour leurs nids (LACK, 1966; DORST, 1971).

a) *Au niveau des œufs.*

Deux types de prédation doivent être distingués, l'un qui entraîne une perte réelle au niveau des jeunes, l'autre qui s'exerce aux dépens des œufs clairs ou d'œufs abandonnés. Cette dernière n'intervient pas directement dans le taux de réussite; nous ne la constatons qu'après l'éclosion des jeunes. Elle ne peut être réellement estimée.

La dernière colonne du tableau 6 donne le pourcentage global d'œufs prédatés qui rend compte du prélèvement effectué par les prédateurs de la zone considérée.

D'après la forme des débris de coquilles (NEWTON, 1972), nous avons distingué la prédation des œufs due aux rongeurs, celle faite par les petits mustélidés et celle entraînée par les oiseaux : les rongeurs sont

TABLEAU 6

Nombre d'œufs prédatés (exprimé en pourcentage) en 1^o, en 2^o couvée et sur l'ensemble de la saison de reproduction. Taux global de prédation d'œufs (œufs clairs compris).

Années	Nombre d'œufs prédatés (en pourcentage)		Nombre total d'œufs prédatés (en pourcentage)	Prédation totale d'œufs (y com- pris les œufs clairs) (en %)
	1 ^o couvée	2 ^o couvée		
1973	25	29,5	27,4	27,4
1974	-	-	0	5,2
1975	10,2	17,2	12	16,7
1976	4,9	3,4	4,1	4,7
1977	6,1	11,6	8,1	10,7

responsables de 7,7 % de la prédation des œufs, les oiseaux (corneille, pie, et surtout geai) de 80,8 %, les petits mustélidés de 11,5 %.

La prédation subie au niveau des œufs varie selon les années; par exemple, elle est très importante pour les 2 couvées de l'année 1973 (25 et 29,5 %) et d'une manière générale elle est relativement plus forte en seconde couvée qu'en première.

b) *Au niveau des jeunes.*

Pour les linottes de la lande moyenne de Paimpont, la prédation au niveau des jeunes est plus forte que celle enregistrée au niveau des œufs (Tabl. 7).

Pour les jeunes, la prédation est très marquée en première couvée. Elle est faible ou elle s'annule en seconde nichée. Cependant, en 1976, exceptionnellement, la prédation qui s'exerce sur les jeunes de seconde couvée est plus forte que celle de première nichée. Cette prédation apparaît comme un facteur de régulation de la population fort abondante de jeunes nés en début de saison. En effet, c'est la seule année où le pourcentage de jeunes à l'envol est plus élevé en première couvée qu'en seconde.

TABLEAU 7

Nombre d'oisillons prédatés (en pourcentage) en 1^o et 2^o couvée et estimation (en %) de la prédation totale

	Nombre de jeunes prédatés (en pourcentage)		Nombre total de jeunes prédatés (en pourcentage)
	1 ^o couvée	2 ^o couvée	
1973	17,5	-	5,9
1974	44,6	-	32,8
1975	36,7	-	23,1
1976	24,4	32,9	28,8
1977	26,5	6,9	19,3

c) *Prédation totale.*

Nous avons recherché s'il existait un équilibre entre la prédation du nombre d'œufs et de celle des jeunes (Tabl. 8).

Globalement, la prédation annuelle qui s'exerce au détriment des œufs et des jeunes varie dans de

TABLEAU 8

Variations annuelles de la prédation (exprimée en pourcentage) en 1^o et 2^o couvée, et sur l'ensemble des deux couvées. Le taux de prédation moyen calculé sur les 5 saisons de reproduction est indiqué dans la dernière colonne

Années	1973		1974		1975		1976		1977		Ensemble des saisons
Couvée	1 ^o	2 ^o	1 ^o	2 ^o	1 ^o	2 ^o	1 ^o	2 ^o	1 ^o	2 ^o	
Taux de prédation	57,5	29,5	44,6	0	46,9	17,2	29,3	36,4	32,6	18,6	
Taux global de prédation	42,8		32,5		35,9		32,9		27,5		32,5

faibles proportions; sur l'ensemble des cinq saisons de reproduction, 32,5 % des œufs ont été prédatés avant ou après éclosion. Les saisons de nidification 1973 et 1977 marquent respectivement les taux maximum et minimum de prédation.

Il existe une corrélation négative significative (au risque de 5 %) entre la prédation des œufs et celle des jeunes au cours d'une même saison de reproduction (coefficient de corrélation Spearman : — 0,9). Les années de forte prédation des œufs correspondent aux saisons de faible prédation sur les jeunes au nid. Une certaine régulation dans les niveaux de prédation s'établit donc au cours de la saison de reproduction.

Dans cette étude, il n'apparaît aucune corrélation directe entre le taux global de prédation et celui de réussite.

Par contre, il est intéressant de voir si le taux de réussite de la première couvée influence le pourcentage global de prédation (prédation sur les œufs et sur les jeunes) de la seconde, ou si, inversement, le taux de prédation de la première nichée modifie le taux d'envol de la seconde (fig. 5). Le coefficient de corrélation (Spearman) ainsi calculé est égal à + 0,79.

Cette valeur significative, au risque de 1 %, rend compte de l'équilibre qui existe entre les populations prédateurs-proies : à une première couvée bien réussie, correspond une seconde fortement prédatée; corrélativement, une première couvée peu productive en jeunes entraîne une suivante faiblement prédatée.

La densité des proies, en l'occurrence les jeunes oiseaux non volants sortis du nid influence donc directement la pression de prédation qui s'exerce sans doute à leurs dépens et, par retour, sur les nids situés dans la végétation proche.

Ce phénomène est donc un mécanisme régulateur des densités de la population de Linottes. La prédation fait partie intégrante d'un système qui module, entre autres, les variations saisonnières des taux de mortalité ou de natalité et qui ajuste le taux de mortalité d'une population à son taux de natalité (LACK, 1954).

3) LES ABANDONS.

La linotte peut abandonner les nids qu'elle construit. L'abandon se produit soit avant soit après la

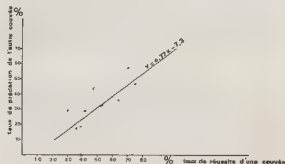


FIG. 5 — Droite de régression (données empiriques figurées) établies entre le taux de réussite d'une couvée et le taux de prédation de l'autre.

ponte. La prédation d'œufs, le dérangement autour du nid sont des facteurs susceptibles de provoquer l'abandon du nid

a) *Nids abandonnés avant la ponte.*

Les pourcentages de nids délaissés en seconde couvée sont nuls au cours des 5 années étudiées. Seul un nid en 1975 a été abandonné et représente à lui seul 14,2 % des nids de seconde couvée, et 1,6 % de la totalité des nids de seconde couvée sur l'ensemble des 5 saisons de reproduction (Tabl. 9).

TABEAU 9

Evolution annuelle du nombre de nids abandonnés (exprimé en pourcentage) à chaque couvée et sur l'ensemble de la saison de reproduction entre 1973 et 1977

	1973	1974	1975	1976	1977
1 ^{re} couvée	20	-	-	5	15
2 ^{re} couvée	-	-	14,2	-	-
Ensemble des couvées	12	-	5,5	2,5	10

Les abandons observés au cours de la première et de la dernière saison de nidification sont nombreux. Ils seraient dus pour l'une, en 1973, à un trop grand dérangement, pour l'autre, à une augmentation de la densité de la population de Linottes nicheuses qui entraîne chez les couples des perturbations comportementales.

b) *Nids abandonnés après la ponte.*

Le nombre de pontes abandonnées ne varie pas parallèlement au nombre de nids délaissés (Tabl. 10).

Alors que le dérangement dû aux observateurs provoque facilement un abandon du nid avant la ponte, il intervient moins dès que le premier œuf est pondu. Les œufs abandonnés représentent un faible pourcentage du nombre total d'œufs.

TABEAU 10

Evolution annuelle du nombre de pontes abandonnées (exprimé en pourcentage) à chaque couvée et sur l'ensemble de la saison de reproduction entre 1973 et 1977.

	1973	1974	1975	1976	1977
1 ^{re} couvée	10	-	-	-	11,6
2 ^{re} couvée	-	14,3	-	9,1	18,6
Ensemble des couvées	4,8	3,9	-	4,7	14,2

La corrélation établie entre le nombre total de nids et la fréquence des abandons (avant ou après la ponte) (Tabl. 11) est significativement positive (coefficient de corrélation de Spearman : 0,71).

Ainsi, les conditions très particulières (après les incendies de 1976) qui ont régné lors du printemps 1977 ont entraîné, comme nous l'avons vu, une augmentation de densité de la population nicheuse telle que les Linottes adultes ont manifesté un comportement territorial pendant un temps relativement plus long que les saisons précédentes. Elles ont été gênées dans leur reproduction puisque le taux d'abandon de nids ou de couvaison d'œufs est beaucoup plus élevé que celui des autres saisons de reproduction. Ce même phénomène a été observé par RIBAUT (1964) pour des populations de Merle noir qui occupaient des milieux artificiels, à des densités trop élevées.

4) STÉRILITÉ DES ŒUFS.

Le nombre d'œufs clairs est difficile à évaluer avec précision comme nous en avons déjà fait la remarque, leur nombre est certainement sous-estimé.

L'analyse de l'évolution saisonnière et annuelle du nombre d'œufs pondus et d'œufs clairs durant les 5 saisons de reproduction (Tab. 12) indique qu'il existe une relation positive entre le nombre d'œufs pondus et le nombre d'œufs clairs. En effet, le coefficient de Spearman a une valeur égale à + 0,58. Cette augmentation significative (au risque de 5 %)

TABLEAU 11

Evolution saisonnière et annuelle du nombre de nids de Linotte et de la fréquence des abandons

	1 ^{re} couvée					2 ^{re} couvée				
	1973	1974	1975	1976	1977	1973	1974	1975	1976	1977
Nombre de nids	15	14	11	20	39	10	6	7	20	21
Nombre de nids abandonnés	4	0	1	1	10	0	1	1	3	5

du nombre d'œufs clairs aux saisons de forte densité de reproducteurs peut être interprétée comme un facteur de régulation de la population de Linottes.

ensuite comparée à la distance théorique qui existe lors d'une distribution spatiale au hasard. Les résultats sont reportés dans le tableau 13.

TABLEAU 12

Evolution saisonnière et annuelle du nombre d'œufs pondus, et d'œufs clairs (exprimé en pourcentage)

	1973	1974	1975	1976	1977	Première couvée
Nombre d'œufs pondus	40	56	49	82	147	
Nombre d'œufs clairs	1	5	7	5	18	
Pourcentage	2,5	8,9	14,3	6,1	12,9	
	1973	1974	1975	1976	1977	Seconde couvée
Nombre d'œufs pondus	44	21	29	88	86	
Nombre d'œufs clairs	—	3	1	3	3	
Pourcentage	—	14,3	3,4	3,4	3,5	

IV. — RÉPARTITION DES NIDS SUR LA LANDE

La distribution des nids sur la lande a été étudiée par la méthode de CLARK et EVANS (1954) : sur une surface échantillon délimitée par un cercle de 68 mètres de rayon, centré sur l'emplacement où niche le maximum d'oiseaux, nous avons compté, pour chaque saison, le nombre de nids (en excluant les nids dont le plus proche voisin est à l'extérieur du cercle) et calculé la distance de chaque nid au nid le plus proche. La moyenne de ces longueurs est

TABLEAU 13

Comparaison de la distance moyenne d'un nid par rapport à son plus proche voisin à la distance théorique correspondant à une distribution au hasard, au cours de cinq périodes de reproduction consécutives (1973 à 1977).

	Nombre nids dans échantillon	Distance moyenne observée (en mètres)	Distance moyenne théorique (en mètres)
1973	12	17,71	11,62 < 17,39 < 23,16
1974	11	15,68	11,79 < 18,16 < 24,53
1975	9	20,78	15,99 < 20,08 < 24,17
1976	35	17,81	8,43 < 10,19 < 11,95
1977	49	13,51	7,35 < 8,61 < 9,87

Au cours des trois premières saisons de nidification, les valeurs observées de la distance moyenne d'un nid par rapport à son plus proche voisin sont comprises dans les limites des valeurs théoriques correspondantes (tabl. 13). Les couples de Linotte se sont donc répartis au hasard sur la lande. Ce type de distribution se rencontre fréquemment lorsque la densité de population est faible et lorsque le milieu est relativement homogène.

Par contre, au printemps 1976 et 1977, les distances mesurées sont significativement supérieures à celles obtenues lors d'une distribution au hasard. Ces résultats montrent que la population nicheuse se distribue sur la lande d'une manière uniforme. couples et par suite, la compétition intense entre ces

Lors des deux dernières saisons de reproduction (1976 et 1977), l'augmentation de la densité des couples (DAJOZ, 1971) a eu pour effet de régulariser la distribution des nids. Les couples se sont rapprochés les uns des autres tout en respectant un écartement minimum.

Les variations de la distance moyenne, calculées annuellement sur la totalité des nids, au cours des 2 périodes de reproduction sont consignées dans le tableau 14.

TABLEAU 14

Variations de la distance moyenne entre chaque nid et son voisin le plus proche sur l'ensemble de la saison de reproduction et au cours des deux couvées (intervalle de confiance au risque de 5 %).

Années	Distance moyenne (en mètres)		
	Au cours des deux couvées	Au cours de la première	Au cours de la seconde
1973	18,43 $\pm$ 5,08	18,68 $\pm$ 7,41	-
1974	17,77 $\pm$ 5,4	19,42 $\pm$ 6,90	-
1975	23,12 $\pm$ 6,3	29,5 $\pm$ 9,37	20,07 $\pm$ 6,71
1976	18,76 $\pm$ 3,1	16,99 $\pm$ 4,26	20,77 $\pm$ 5,08
1977	14,33 $\pm$ 1,82	13,55 $\pm$ 1,8	19,98 $\pm$ 4,50

On peut admettre que les distances moyennes entre chaque nid et son voisin le plus proche se distribuent normalement (par suite de l'effet normalisant des moyennes calculées sur de grands échantillons). Ces valeurs peuvent donc être comparées par le test t.

Les variations enregistrées entre la distance moyenne séparant chaque nid de son plus proche voisin mesurée au cours de la saison 1977 et celles obtenues les deux saisons précédentes (1975 et 1976) sont significativement différentes.

La comparaison des distances mesurées en 1^{re} couvée apporte un élément nouveau : en effet, les distances moyennes mesurées au cours de la première couvée en 1976 et en 1977 sont significativement plus petites que celles calculées en 1975 pour la première année, et en 1973, 1974 et 1975 pour la

seconde. Si les moyennes des distances mesurées entre chaque nid et son plus proche voisin au cours des premières couvées de 1976 et 1977 sont comparables (test t), le rapport de leur variance, par contre, est significatif au risque de 5 % (test F). En 1977, l'augmentation brutale de la densité de la population modifie donc la distribution des distances moyennes de chaque nid à son plus proche voisin, en rapprochant ses limites extrêmes (variance la plus petite 29,94) sans changer sa moyenne. On peut donc admettre que la valeur (13,55 m) de la distance moyenne d'un nid par rapport à son plus proche voisin atteinte au début de la saison de nidification 1977 est la plus petite limite admise par les couples de Linottes qui défendent leur territoire.

V. — SITUATION DU NID

1) HAUTEURS DU NID ET DU BUISSON CORRESPONDANT

Nous avons systématiquement mesuré par rapport au sol les hauteurs de 158 nids et celles des buissons qui les supportent. Toutes ces données ont été regroupées pour les cinq saisons de nidification, période au cours de laquelle, la physiologie végétale de la lande moyenne a peu évolué.

a) Hauteur du nid.

La distribution des effectifs (158) regroupés par classe de hauteur s'ajuste à une loi normale : $N(38,4 \text{ cm}; 13,1 \text{ cm})$.

Pour l'ensemble des nids, la hauteur privilégiée de construction est donc égale à $38,4 \pm 2,1 \text{ cm}$ avec un écart-type de $13,1 \pm 1,4 \text{ cm}$. Dans 95 % des cas, les nids sont construits dans un intervalle de hauteur compris entre 7,3 et 69,5 cm avec une hauteur moyenne privilégiée comprise entre 36,3 et 40,5 cm.

b) *Hauteur du buisson support.*

Nous avons mesuré la hauteur des buissons abritant un nid. La distribution des effectifs peut être ajustée à une loi normale (au risque de 5 %) : $N(77,2 \text{ cm}; 19,1 \text{ cm})$.

La hauteur moyenne des buissons où sont construits les nids est donc égale à $77,2 \pm 3,0 \text{ cm}$ en moyenne avec un écart-type de $19,1 \pm 1,1 \text{ cm}$. Dans 95 % des cas, les nids de l'ensemble de la population sont donc construits dans des buissons d'ajoncs ayant 33,8 cm à 120,6 cm de hauteur avec une hauteur privilégiée comprise entre 74,2 et 80,2 cm.

c) *Evolution de la hauteur du nid et de son support au cours de la station de reproduction.*

Les hauteurs moyennes des nids de la 1^{re} couvée ne sont pas significativement différentes de celles des nids de la 2^e couvée. Il en est de même des hauteurs moyennes des nids réussis ou prédâtés. Le choix de la hauteur du nid ou du buisson ne varie donc pas entre la 1^{re} et la 2^e couvée. Il n'influence pas la réussite ou la prédation.

2) *RELATIONS ENTRE LA HAUTEUR DU NID ET CELLE DE SON SUPPORT.*

Le calcul des coefficients de corrélation linéaire entre la hauteur du nid et celle de son support teste l'indépendance du choix de ces deux facteurs par la Linotte. Les coefficients sont calculés annuellement en tenant compte d'une part, de la totalité des nids et en séparant d'autre part, ceux de la première et de la seconde couvée, les couvées réussies et celles prédâtées.

a) *Totalité des nids.*

Au cours des cinq saisons de reproduction, les valeurs des coefficients de corrélation établies entre

TABLEAU 15

Valeurs des coefficients de corrélation établis entre la hauteur du nid et celle du buisson support durant cinq saisons de reproduction successives.

1973	1974	1975	1976	1977
0,65	0,66	0,66	0,64	0,74

la hauteur du nid et celle du buisson qui l'abrite sont consignées dans le tableau suivant (tabl. 15).

Ces valeurs voisines de 0,7 montrent qu'il existe, chaque année, une corrélation linéaire positive entre les hauteurs de nids et celles des buissons qui les supportent. La Linotte adapte donc, dans les limites possibles, la hauteur du nid à celle du buisson choisi.

b) *Nids de première et de seconde couvée.*

Si on compare les coefficients de corrélation établis entre les hauteurs des nids et des buissons correspondants en première et en seconde couvée au cours des 5 saisons de nidification, on constate que la situation du nid semble plus adaptée au buisson support en première qu'en seconde nichée (tab. 16). Ces observations corroborent celles de GEROUDET (1957). Selon cet auteur, en début de saison, la Linotte construit mieux son nid et le cache davantage dans l'épaisseur de la végétation.

Par contre, en 1977, la position du nid s'ajuste mieux à la hauteur du buisson support en seconde

TABLEAU 16

Valeurs des coefficients de corrélation établis entre la hauteur du nid et celle du buisson support pour les nids de 1^{re} et de 2^e couvée durant cinq saisons de reproduction successives

	1973	1974	1975	1976	1977
nids de 1 ^{re} couvée	0,78	0,67	0,78	0,73	0,59
nids de 2 ^e couvée	0,36	0,38	0,23	0,50	0,83

couvée qu'en première. En 1977, comme nous l'avons signalé précédemment, la densité des couples de Linotte a considérablement augmenté. Par suite de la raréfaction des sites favorables de nidification, les Linottes ont adopté plus communément en première couvée, des sites occupés exceptionnellement les années précédentes, tels que les ajoncs en repousse ou les ajoncs morts.

La Linotte adapte donc la situation de son nid à celle du buisson choisi essentiellement en début de saison et tant que la densité de population n'atteint pas un seuil limite.

c) Réussite et prédation des nids.

Nous avons comparé chaque année les valeurs des coefficients de corrélation établies entre les hauteurs des nids et celles des buissons supports pour les nids qui ont fourni des jeunes à l'envol et pour ceux qui ont subi une prédation au niveau des œufs ou au niveau des jeunes (tabl. 17).

TABLEAU 17

Valeurs des coefficients de corrélation établis entre la hauteur du nid et celle du buisson support pour les nids réussis et prédatés durant cinq saisons de reproduction successives

	1973	1974	1975	1976	1977
nids réussis	0,85	0,84	0,78	0,74	0,83
nids prédatés	0,53	0,57	0,43	0,68	0,63

Chaque année, la valeur du coefficient de corrélation (sensiblement égal à 0,8) déterminée pour les nids réussis est toujours supérieure à celle du coefficient de corrélation (sensiblement égal à 0,6) calculée pour les nids prédatés. La réussite d'une couvée dépend donc d'une adaptation judicieuse de la hauteur du nid à celle du buisson choisi; à l'inverse, la prédation se produit essentiellement quand la construction du nid ne tient aucun compte de la hauteur du buisson et donc de l'épaisseur maximum de végétation.

L'utilisation de cette arme contre la prédation évolue en fait au cours de la saison. Les coefficients de corrélation établis entre la hauteur d'un nid et celle du buisson support pour les nids réussis et prédatés respectivement répartis en 1^{re} et 2^e couvée sont consignés dans le tableau suivant (tabl. 18). Pour l'ensemble des 5 saisons de reproduction (de 1973 à 1977), nous avons observé en 1^{re} couvée 40 nids réussis et 34 prédatés et en 2^e couvée 31 nids réussis et 15 prédatés.

TABLEAU 18

Valeurs des coefficients de corrélation établies entre la hauteur du nid et celle du buisson support pour les nids réussis et prédatés de 1^{re} et de 2^e couvée.

	1 ^{re} couvée	2 ^e couvée
	coef.	coef.
nids réussis	0,73	0,78
nids prédatés	0,44	0,71

La supériorité observée en 1^{re} couvée et non en seconde de la valeur du coefficient de corrélation déterminée pour les nids réussis prouve que l'adaptation de la hauteur de la construction au buisson support est une forme de lutte contre la prédation particulièrement efficace en début de saison. Cette arme est abandonnée par la suite puisqu'elle ne semble plus répondre aux conditions nouvelles de l'environnement (modification de la densité des prédateurs, transformation de la physionomie végétale avec l'apparition des jeunes pousses d'ajoncs).

La figure 6 met en évidence la stratégie adoptée par la Linotte pour lutter contre la prédation en première couvée: les nids susceptibles de réussir sont placés à mi-hauteur de la touffe et ceux situés en dehors de ces limites subissent préférentiellement une prédation.

Un choix judicieux de l'implantation des nids en début de saison est donc un moyen d'amélioration du taux de natalité.



FIG. 6. — Représentation schématique du choix des hauteurs de construction de nids de Linotte dans les buissons d'ajoncs.

Les buissons d'ajoncs occupés par des nids ont des hauteurs comprises entre 33,8 et 120,6 cm (moy. $77,2 \pm 3$ cm). Parallèlement sont figurées les limites supérieures (69,5 cm) et inférieures (7,3 cm) de construction de nid (moy. $38,4 \pm 2,1$ cm).

Il apparaît clairement que la position du nid dans les différents types de buissons (1, 2, 3, 4, 5) détermine la réussite (position A à mi-hauteur) ou la prédation (position B en-dessus ou en-dessous de cette valeur).

CONCLUSION

Pour étudier la dynamique de la population de Linottes qui se reproduit sur la lande moyenne de Paimpont, il est nécessaire d'appréhender tous les facteurs qui interviennent dans l'accroissement et la diminution de cette population.

En fait, notre étude ne tient compte que de la reproduction, celle-ci n'étant du reste qu'un des aspects de la dynamique générale de la population. En effet, nous n'avons aucun renseignement sur la mortalité des adultes tant en période de reproduction qu'en période de migration ou d'hivernage. De même, nous manquons de données sur les jeunes dès leur sortie du nid puisqu'aucune reprise n'a été faite après leur baguage (109 pulli). Cependant, nos résultats mettent clairement en évidence l'impact des principaux facteurs de régulation sur une population de Linotte nicheuse. Les conditions exceptionnelles qui ont régné lors des deux dernières saisons de

nidification (1976 : printemps chaud; 1977 : diminution des sites habituels de nidification dans la région) ont entraîné une expérimentation naturelle qui a permis de mieux cerner ces facteurs.

Ainsi, nos observations effectuées sur la reproduction d'une population de Linottes cantonnées dans une lande moyenne, durant cinq saisons successives, montrent que le taux de natalité demeure relativement stable. En effet, 50 % environ des œufs pondus donnent des jeunes volants. Cette stabilité est due à l'action conjointe des facteurs abiotiques et biotiques.

1) FACTEURS ABIOTIQUES.

— La position géographique influence les dates de première ponte ainsi que le nombre d'œufs par ponte : la précocité de la ponte dans les zones méridionales et l'augmentation progressive du nombre moyen d'œufs par ponte en fonction de la latitude favorisent le taux de natalité en ajustant les exigences écologiques de l'espèce aux conditions optimaux du milieu.

— Par ailleurs, les facteurs climatiques locaux ont une influence directe, par l'intermédiaire de l'éclairement et de la température, sur le nombre d'œufs par ponte, sur les durées d'incubation et d'élevage des jeunes. De même, la pluviosité joue un rôle sur le taux de réussite des couvées.

Ainsi, la taille de la ponte est toujours plus importante à la fin de la saison de reproduction qu'au début. Cette augmentation est probablement en relation avec l'accroissement progressif de l'éclairement et de la température entre le mois de juin et le mois de juillet. De plus, le taux de réussite des couvées est en rapport direct avec le nombre d'heures d'ensoleillement et en liaison inverse avec le nombre de jours de pluie (et non avec la quantité d'eau).

La mise en évidence de l'influence des facteurs abiotiques révèle les possibilités d'adaptation du taux de natalité de la Linotte aux conditions climatiques et trophiques locales.

2) FACTEURS BIOTIQUES.

a) La végétation.

Son impact se manifeste de 2 façons, directement par les possibilités d'emplacements des nids et secondairement par la production en graines des secteurs proches du lieu de nidification

— Les buissons d'ajoncs offrent une protection aux nids surtout employée en début de saison de reproduction, période où les conditions extérieures sont plus difficiles. Ainsi la hauteur de la construction du nid est d'autant plus liée à celle de la touffe que la nidification a lieu précocement dans la saison (début du printemps). Ce phénomène s'observe particulièrement tant que la densité de population n'atteint pas un seuil limite. Quand ce seuil est atteint, les couples alors contraints de construire leur nid dans des sites exceptionnels, ne peuvent plus respecter les hauteurs préférentielles de construction (printemps 1977).

L'adaptation de la hauteur du nid à celle de son support serait une forme de lutte contre la prédation. Celle-ci s'exercerait préférentiellement sur les nids de 1^{re} couvée situés plus hauts ou plus bas que la mi-hauteur des ajoncs.

En début de saison, le choix judicieux de l'implantation des nids est donc un moyen fondamental d'améliorer le taux de natalité.

— La quantité de graines produites par la végétation des champs environnants régularise directement le taux de réussite des couvées. Elle explique l'amélioration régulière de ce rapport en fin de saison ou en début si les conditions météorologiques sont particulièrement favorables (printemps 1976). La quantité de nourriture disponible serait donc un facteur limitant en début de saison de reproduction.

b) Facteurs dépendant de la densité de la population.

— Le taux de croissance de la population diminue avec l'augmentation de la densité des couples reproducteurs.

Le comportement territorial est donc un moyen de limiter la taille de la population, moyen qu'utilise la Linotte puisque son mode de distribution sur la lande se modifie avec l'augmentation de la densité : ainsi, le passage d'une répartition des couples au hasard à une structure spatiale régulière, en liaison avec la croissance de la population est provoquée par une compétition intense entre les divers couples cantonnés. Cette compétition, facteur essentiel de régulation de la taille de la population, atteint son paroxysme au cours du printemps 1977 où la distance inter-nids est la plus courte possible (13,55 m).

— Les abandons de nids avant ou après la ponte sont en liaison étroite avec la densité de population ; une corrélation positive existe entre ces deux facteurs.

De même, le nombre d'œufs clairs s'accroît de manière significative avec le nombre d'œufs pondus.

La croissance de la taille de la population, en augmentant les interactions territoriales entre les indi-

vidus, provoque ainsi des abandons de nids plus fréquents et crée des troubles physiologiques qui entraînent une diminution de la fécondité.

— La prédation fait également partie du système régulateur de la densité de population. Elle est responsable de la destruction de 32 % environ des œufs pondus. Elle s'exerce lors de l'incubation ou de l'élevage des jeunes. Au cours de ces deux périodes, son impact varie selon les années mais s'équilibre toujours : durant une saison de reproduction, à une forte pression de prédation d'œufs correspond un faible prélèvement de jeunes par les prédateurs et inversement.

D'autre part, pour une année donnée, la comparaison du taux de prédation d'une couvée et du taux d'envol de l'autre montre que la densité des proies représentées par les oisillons sortis du nid, tamponne directement les variations saisonnières et annuelles du taux de natalité.

Ainsi, les facteurs abiotiques et biotiques agissent conjointement pour maintenir la densité de la population nicheuse de Linotte mélodieuse à un seuil optimal sur le type de lande étudié.

BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL (J.), 1975. — La dynamique des populations d'oiseaux. In : LAMOTTE (M.) et BOURLIERE (F.) : Problèmes d'Ecologie : la démographie des populations de Vertébrés. Masson, Paris.
- CLARK (P.J.) et EVANS (F.C.), 1954. — Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35, 445-453.
- DAJOZ (R.), 1971. — Précis d'Ecologie. 2^e édition. Dunod, Paris.
- DORST (J.), 1971. — La vie des oiseaux. Bordas.
- EYBERT (M.C.), 1973. — Avifaune nidificatrice de différents types de landes armoricaines. *Rapport du Groupe d'Etude des Landes Armoricaines (G.E.L.A.)*.
- FRUCHOT (B.), PETITOT (F.), 1964. — 140 nids de Linotte (*Carduelis cannabina*) en Côte d'Or : résultats d'une enquête du centre. *Le Jean le Blanc*, 3, 32-40.
- GEROUDET (P.), 1957. — La vie des oiseaux : les Passerelles. Vol. III : des Pouillots aux moineaux, 163-169.
- HANDTKE (K.) et WITSACK (W.), 1972. — Beobachtungen an einer Brutkolonie des Bluthänflings (*Carduelis cannabina* L.) bei Halberstadt 1959-1962. *Naturk. Iber. Mus. Heineanum* VII, 21-41.
- LACK (D.), 1954. — The natural regulation of animal numbers. Oxford, University Press.
- LACK (D.), 1966. — Population studies of birds. Oxford University Press (Clarendon).
- LACK (D.), 1972. — Ecological adaptations for breeding in birds. Chapman and Hall, London.
- MAHEO (R.), 1969. — La linotte mélodieuse, *Acanthis cannabina* L. en Bretagne méridionale : Essai d'interprétation des observations et des résultats du baguage. *Ar Vran*, II, 4, 176-187.
- NEWTON (I.), 1972. — Finches. William Collins Sons and Co Ltd Glasgow.
- NICE (M.M.), 1957. — Nesting success in altricial birds. *Auk*, 74, 305-321.
- RIBAUT (J.P.), 1964. — Dynamique d'une population de Merles noirs. *Turdus merula*. *Rev. Suisse de Zool.*, 71, 815-902.
- STROKOV (K.V.), 1962. — L'Ecologie de la Linotte au Sud-Ouest de Moscou (en Russe). *Ornithologie U.R.S.S.*, 5, 290-299.
- TAST (J.), 1968. — Changes in the distribution, habitat requirements and nest-sites of the Linnet, *Carduelis cannabina* (L.) in Finland. *Ann. Zool. Fenn.* V, 159-178.
- TAST (J.), 1970. — Group nesting and the breeding season of the Linnet (*Carduelis cannabina*) in Finland. *Ornis Fennica*, 47, 74-82.
- WITHERBY (H.F.), JOURDAIN (F.C.R.), TICEHURST (N.F.) et TUCKER (B.W.), 1958. — The handbook of British birds. Vol. 1 : Crows to Firecrest. 8^e éd : 78-81.

THE BREEDING BIOLOGY AND POPULATION SIZE OF THE WHEATEAR (*OENANTHE OENANTHE*) ON THE BRECKLAND OF EAST ANGLIA, WITH IMPLICATIONS FOR ITS CONSERVATION

by Alan TYE

*Institute of Terrestrial Ecology, Monks Wood Experimental Station
Abbots Ripton, Huntingdon, PE17 2LS, England.*

Present address :

Department of Zoology, Fourah Bay College, University of Sierra Leone, Freetown, Sierra Leone

SUMMARY

The wheatear (*Oenanthe oenanthe*) has a mainly northwestern distribution in Britain, inhabiting uplands. This study describes the breeding biology and population size of a lowland population on the Breckland heaths of East Anglia. Nest sites were mainly disused rabbit burrows. Second broods overlapped with firsts and with moult; birds often left their breeding site before moult was complete. The main cause of nest losses was predation and the major predator was the stoat. 26 % of eggs and young were destroyed by predators and a further 20 % were lost through accidents, desertion, hatch failure and starvation. Clutch sizes of 3-7 were found. 10.5 % of eggs failed to hatch, mainly due to infertility. Larger clutches had a greater tendency to hatch incompletely and no clutch of 7 hatched completely. First clutches were larger than second clutches, on average, and replacements were intermediate in size. The modal clutch size of 6 hatched the most eggs per clutch and fledged the most young. Starvation was relatively unimportant although runts did occur. In 1976 5.9 fledged young were produced per pair, in 1977 4.5 young. The density of wheatears averaged 35 pairs per km². The total area of prime wheatear habitat on Breckland was about 600 ha and of second-class habitat about 700 ha. More heathland exists but bears vegetation unsuitable for wheatears. The total Breckland population of wheatears was probably between 300 and 500 pairs. The population is in decline owing to destruction of its habitat. Management practices must be changed and present trends halted if the decline is not to continue.

INTRODUCTION

The observations described below were part of a study into the feeding ecology and territorial behaviour of the wheatear (*Oenanthe oenanthe* L.) on the Breckland heaths of Norfolk and Suffolk (TYE, in prep.). The intention of this paper is to discuss the breeding biology and population size of the wheatear in Breckland, and to comment on the conservation of the species there.

The wheatear is a small, ground-living cursorial chat (family Turdidae) of the open country. Its food consists of small invertebrates captured on the ground and low-growing vegetation or taken from the air. It is migratory, breeding mainly in mountains, steppes and moorlands in the Palaearctic, and wintering on African savannas. In Britain it occurs mainly in the north and west, on upland grassland (SHARROCK, 1976). Its major strongholds in the south and east are the chalk grasslands of the Downs and the lowland heaths of the Brecks.

STUDY AREAS

The Breckland is an area of dry, sandy soils, largely devoted to forestry and arable farming. Until

the early part of this century, however, large tracts of heathland occupied the area, and fragmented heaths remain today. Six heathland sites were used in the present study: Berner's Heath, Eriswell Low Warren, Foxhole Heath, Thetford Heath, Wangford Warren and Weeting Heath (coordinates and British National Grid references of sites discussed in the text are given in the Appendix). These included samples of all types of habitat occupied by wheatears in Breckland, ranging from bare sand, through extremely short-cropped turf, to longer grass, sand sedge (*Carex arenaria*) and heather (*Calluna vulgaris*). A description of these vegetation types may be found in FARROW (1925) and WATT (1936).

METHODS

Breeding data were collected in 1976 and 1977 by observing the adults, inspecting nests regularly, and colour-ringing the young. Population densities were estimated from the numbers of pairs holding territories, their territory sizes, and, site areas measured from maps.

In 1976 intensive observations were made only at Weeting Heath, on a small sample of 7 pairs (13 nests). In 1977 all 6 sites were studied, resulting in breeding data for 59 pairs (85 nests). Less systematic observations were made in 1975 and 1978, and on other pairs in 1976.

THE BREEDING CYCLE

Arrival of males began in March, preceding females by about a week but overlapping with them. As soon as the females arrived, courtship and exploration for nest sites began. Nests were built almost exclusively in disused burrows of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*), which were the most abundant form of crevice available. The entrance to most nest-

holes was ca 10–15 cm in diameter, and all holes reached at least 20 cm from the entrance. Most nests were built about 30 cm from the entrance but in wider holes nests were usually further in.

Laying commenced when the nest was complete, or being lined. Eggs were laid at the rate of one per day in those nests checked sufficiently often during this period. Incubation began on completion of the clutch or before the last egg was laid. It was performed solely by the female, and lasted 13–15 days. After hatching the young were fed by male and female, although the relative contributions of both parents differed in different pairs. Chicks remained in the nest for 15–17 days and were usually incubated by the female, with decreasing frequency, for the first half of this period. After leaving the nest, the fledglings continued to receive food from the parents for up to 15 days.

In 1976, 3 of the 7 pairs had second broods after successfully rearing a first, and 2 others had replacements, with timing similar to that of second broods, after predation of their first brood at a late stage. These observations, together with less systematic observations on other pairs on the heath, suggested that about half of the pairs raised a second brood in 1976. In 1977 the proportion of second broods was lower. There were 8 true second broods and 5 late replacements out of 53 pairs commencing first broods (figures for Weeting Heath alone in 1977 were 2 second broods and 4 late replacements out of 24 pairs). All second broods and replacements were built in new sites.

The second nest was normally commenced while the fledglings from the first brood were still dependent on the parents for food, and occasionally the female even began incubating a second clutch while the first brood was still in the nest and being fed by the male. Incubation of second brood nestlings (and those of late replacements) was rarely observed, possibly because the warmer weather during second broods relieved the female of such duties.

Second broods overlapped with the moult period. Moult was not studied in detail but cast feathers were found from early July onward. WILLIAMSON

(1957) stated that the severity of early wing and tail moult would prevent the birds from simultaneously providing food for dependent fledglings. However, in several cases I found cast tail feathers in the territories of birds which were still rearing a late brood, and onset of moult was therefore not necessarily deferred until breeding was finished. Snow (1969) stated that the moult takes place mainly in July and August, and that the end of moult coincides with the start of migration. However many adults apparently left their breeding site, if not the Breckland, before completing their moult, and almost all had left by the beginning of August.

BREEDING SUCCESS

Breeding attempts may be divided into 2 groups: those affected and those unaffected by predation or accidental destruction. Predation and accidents generally caused loss of the whole brood, whereas most other losses were partial. Predation and accidents are perhaps less dependent on parental characteristics than are incomplete hatching, starvation and desertion. Hence the 2 types of loss are discussed separately.

1. PREDATION AND ACCIDENTS

The major predator of wheatear nests on the Breckland was apparently the stoat (*Mustela erminea*) which was extremely common, although rats (*Rattus norvegicus*) and possibly hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) may have caused some of the losses attributed to stoats. Foxes (*Vulpes vulpes*) and domestic dogs (*Canis familiaris*) excavated a few nests and destroyed the broods within and burrowing by rabbits destroyed others. Predators almost always took the whole brood and disturbance by rabbits caused desertion of any undamaged eggs. In 2 cases, however, where a nest containing nestlings about to fledge was attacked, a number of the young managed

to escape. On both occasions the predator was a fox, judging by odour and droppings and the young presumably escaped by retreating further down their nest-hole, a method by which older nestlings often evaded capture by me. This reaction would, however, be ineffective against attack by stoats and rats.

Of the 98 nests studied, 27 (28 %) were predated, killing 26 % of eggs and young, and 7 (7 %) were destroyed by rabbit activity or collapse of the tunnel, accounting for a further 7 % of eggs and young. Of the 27 predated nests, 8 were attacked when containing eggs, 14 when containing nestlings, and 5 were undetermined as the attack occurred during or close to hatching.

2. OTHER LOSSES.

Table 1 gives breeding data with the effects of predation and accidents removed. It includes data for pairs which were completely unaffected by predation and accidents, and data up to the stage at which first damage occurred for other pairs. The figures are not appreciably altered by considering the non-predated pairs only. In other words pre-

TABLE 1

Breeding data after removal of the effects of predation and accidents (see text for explanation).

Figures are mean $\pm$ 1 SE (N).

	1976	1977
Arrival date for males which bred.	31 Mar $\pm$ 3 days (7)	18 Mar $\pm$ 1 day (59)
First broods:		
Hatching date	18 May $\pm$ 4 days (6)	20 May $\pm$ 1 day (47)
Clutch size	5.8 $\pm$ 0.3 (6)	5.7 $\pm$ 0.1 (52)
No. hatched	4.2 $\pm$ 0.9 (6)	4.9 $\pm$ 0.2 (46)
% hatched	72 $\pm$ 15 (6)	83 $\pm$ 4 (46)
No fledged	4.0 $\pm$ 0.9 (6)	4.6 $\pm$ 0.2 (46)
Second broods:		
Hatching date	20 Jun $\pm$ 4 days (3)	28 Jun $\pm$ 2 days (6)
Clutch size	4.7 $\pm$ 0.9 (3)	4.4 $\pm$ 0.2 (7)
No. hatched	4.0 $\pm$ 1.0 (3)	4.2 $\pm$ 0.2 (6)
% hatched	87 $\pm$ 13 (3)	97 $\pm$ 3 (6)
No fledged	4.5 $\pm$ 1.5 (2)	4.3 $\pm$ 0.3 (4)
% of pairs having second brood	43	15

TABLE 2
*Variations in clutch size and the hatching and fledging
 success of clutches of different sizes*

Clutch size	First broods					Second broods				Replacements		
	3	4	5	6	7	3	4	5	6	4	5	6
Total no. of broods	1	2	16	31	8	1	4	4	1	3	5	5
No. of broods hatched*	0	2	14	27	7	1	4	3	1	3	3	4
No. of eggs unhatched	—	0	7	12	13	0	0	3	0	0	2	3
Eggs unhatched per brood	—	0	0.5	0.4	1.9	0	0	1.0	0	0	0.7	0.8
% unhatched eggs	—	0	10	7	27	0	0	20	0	0	13	13
No. of broods fledged @	—	2	14	25	6	0	3	3	1	1	2	2
No. of chicks fledged per brood	—	4.0	4.3	5.3	4.8	—	4.0	4.0	6.0	4.0	4.0	5.5

* Deserted and predated clutches are not included in this row and below.
 @ Predated broods are not included in this row and below.

dators do not select nests on the basis of brood size.

Hatching date was chosen to represent breeding date as it was the easiest stage to determine accurately, although for nests which were predated before hatching it could only be estimated.

Variations in clutch size are shown in Table 2. Clutch sizes of 3–7 eggs were found.

Table 1 reveals that, for first broods, almost 1 egg per clutch failed to hatch. This was not merely an effect of desertion of whole clutches, which was recorded for only 3 first broods, consisting of 7, 6 and 3 eggs. In fact in 14 out of 52 first broods 1 egg failed to hatch, in a further 5 clutches 2 eggs failed, in 2 clutches 3 eggs failed, and in 1 clutch 4 failed. Thus hatching was incomplete in 22 of the 49 broods which were not deserted, and 11.1 % of eggs failed to hatch.

Incomplete hatching was less common in second broods. Among the 9 second broods, in 1 clutch 1 egg failed and in another 2 did, so that 7.5 % of eggs failed.

Larger clutches had a greater tendency to hatch incompletely, and no clutch of 7 eggs hatched completely (Table 2). Also first clutches were larger, on average, than second clutches (Table 1, combining data for the 2 years, $t = 4.85$, $p < 0.001$), and first broods included several of 7 eggs, whereas no second

brood had more than 6. Thus the difference between first broods with 0.9 unhatched eggs per brood and second broods with 0.3, was partly accounted for by first clutches being larger, on average, than seconds.

The modal clutch size for first broods, namely 6 eggs, produced the most fledged young per brood. Clutches of 7 produced no more than those of 6 (Table 2). Most of this adjustment was caused by incomplete hatching. Broods from which 6 eggs hatched (regardless of clutch size) also produced the most fledglings (Table 3), but unfortunately no brood hatched more than 6 so it was impossible to see whether larger broods would have produced more or fewer fledglings. The data for second broods were so few as to prevent conclusions being drawn, but are given in Tables 2 and 3 for comparison.

Starvation was a relatively unimportant mortality factor. Table 3 demonstrates that losses between hatching and fledging were negligible for first broods and zero for seconds. In 26 nests, 1 chick initially weighed considerably less than its siblings, having hatched a day later than them. However in 13 of the 20 unpredated cases of runting, the runt caught up with the rest in the later stages of the nestling period, and fledged successfully. In 6 cases the outcome was unknown, and in 1 the runt failed to catch up and died. In the last case, however, the runt had fallen

TABLE 3
*Fledging success of broods in which different numbers
 of eggs hatched.*

	First broods				Second broods				Replacements			
	3	4	5	6	3	4	5	6	3	4	5	6
No. of eggs hatched	3	8	18	18	1	4	1	1	1	1	2	1
No. of chicks fledged per brood	3.0	4.0	4.7	5.7	3.0	4.0	5.0	6.0	3.0	4.0	5.0	6.0

out of the nest just after hatching and probably received little brooding or food.

3. REPLACEMENT BROODS AND THEIR LOSSES.

Raising of broods to replace those lost commenced up to mid-June, after which it would have been impossible for a pair to rear a brood before the normal dates at which adults left the area. The construction of a replacement nest often began within a day of losing the first brood. In 1 case incubation of a complete replacement clutch of 4 eggs commenced within 8 days of loss of the previous newly-hatched brood.

Replacements for predated broods suffered heavily from predation themselves. 2 replacements were recorded in 1976 and 11 in 1977 and, of these 13, 8 were predated. This high rate was probably because the replacements would have been built within the home range of the same predator which took the first brood.

With the effects of predation removed, breeding data for replacements were as follows: hatch date 6 June $\pm$ 4 days; clutch size 5.2 ± 0.2 ; number hatched 4.4 ± 0.5 ; % hatched 83 ± 9 ; number fledged 3.6 ± 1.0 . Data for 1976 and 1977 were combined as they were not significantly different. 1 brood of 5 eggs was deserted and hatching was incomplete in 3 clutches of 5, 6 and 6 eggs, with 9.8 % of eggs failing to hatch. Mean clutch size, mean hatch date and percentage hatch failure were intermediate between the values for first and second broods

ANNUAL PRODUCTION AND POPULATION SIZE

In 1976 41 fledged young were produced by the 7 pairs studied in detail on Weeting Heath (5.9 per pair). Casual observation of the other pairs at this site indicated that their success was not greatly different. In 1977 236 fledglings were produced by 53 pairs on the 6 study sites (4.5 per pair). Comparable figures for Weeting Heath in 1977 were 112 fledglings produced by 24 pairs (4.7 per pair). Thus in 1977 the Weeting Heath value was representative of the whole group of sites. The difference between the 2 years was mainly an effect of the difference in frequency of second broods (Table 1). From first broods and replacements only, and excluding second broods, each pair produced on average 4.6 fledged young in 1976 and 4.1 in 1977.

The 1977 data also show variations in the production of fledged young per pair between sites (Table 4). Although the figures for Berner's Heath, Thetford Heath and Wangford Warren were lower than those for the other 3 sites, the difference was largely due to predation and accidents, and was not directly caused by other site characteristics. Thetford Heath carried a large population of stoats, which took a heavy toll of wheatear nests. On Berner's Heath and Wangford Warren the number of pairs studied was small (3 and 2 respectively) and the losses caused by accidents to their nests reduced the figures for fledgling production disproportionately.

TABLE 4

Production of fledged young on Weeting Heath in 1976 and 6 sites in 1977.

Site	Fledged young per pair	No. of pairs per ha	Fledged young per ha
Berner's	2.7	0.21	0.57
Eriswell	4.2	0.40	1.68
Foxhole	5.1	0.41	2.09
Thetford	2.3	0.15	0.35
Wangford	0	0.52	0
Weeting	4.7	0.43	2.02
Overall 1977	4.5	0.35	1.58
Weeting 1976	5.9	0.49	2.91

Table 4 also gives the density of wheatears on each study site, and the number of fledged young produced per ha. of occupied heath. The variations in density were caused by variations in territory size which was, in turn, correlated with differences in the suitability of the sites (TYE, in prep.). The variations in productivity were caused partly by density differences and partly by predation and accidents, as described above. The productivity at Weeting Heath was almost 50 % higher in 1976. An overall rate for the 6 sites in 1977 was 1.58 per ha. so an overall rate for 1976 may be estimated with caution at about 2–2.5 fledglings per ha.

For the purpose of estimating population size, Breckland was taken to be a roughly ovoid area between the villages of Cockley Cley and South Pickenham in the north, Feltwell and Lakenheath in the west, Cavenham and Culford in the south and East Harling and Garboldisham in the east. These boundaries enclose an area of roughly 750 km². Between 1975 and 1978 virtually all possible wheatear breeding sites within this area were visited. This task proved relatively easy because heathlands, and especially sites with many wheatears, were few.

Heaths fell into 3 categories. Firstly those which may be termed prime wheatear habitat (short turf), with a large or moderate breeding population at relatively high density. These included Eriswell Low Warren, Foxhole Heath, Weeting Heath, Deadman's Grave, RAF Lakenheath airfield and an adjoining

area containing its landing lights, and Barnhamcross Common. Together these contained about 500 ha. of land suitable for wheatears, although I did not have access to RAF Lakenheath and could not accurately estimate the area of suitable land.

The second group of sites carried heather or long grass and held fewer pairs of wheatears, at lower densities. These included Berner's Heath, Thetford Heath, Wangford Warren, Cavenham Heath, East Wretham Heath, Horn Heath, Tuddenham Heath, Weather Heath and a few smaller sites. Together these provided about 700 ha. of "second-class" wheatear habitat.

The third group of sites bore heathland vegetation but of a type unsuitable for wheatears, such as tall, dense stands of heather, bracken (*Pteridium aquilinum*), sand sedge and long grass. These included Brettenham Heath, Bridgham Heath, Knettishall Heath and Lakenheath Warren, among others, and totalled about 800 ha.

One very large area remains to be discussed. This is the Stanford Practical Training Area owned by the Ministry of Defence. It contains much heathland, but most of it was unsuitable for wheatears at the time of this study as the vegetation was too tall. Areas of short turf which may be regarded as prime wheatear habitat comprised only about 100 ha. Another 3,000 ha. may be included in the third group of sites, although a very few pairs of wheatears bred on small patches of shorter vegetation within it.

Thus the total area of prime wheatear habitat was about 600 ha., with wheatear densities between 0.4 and 0.5 pairs per ha. The total area of second-class habitat was about 700 ha., with between 0.1 and 0.3 pairs per ha. The total Breckland population in 1976 and 1977 was therefore probably between 300 and 500 pairs, and the total annual production of fledged young between 1,300 and 2,800, depending partly on the accuracy of the population size estimate and partly on variations between years. It should be recalled at this point that the number of fledged young produced per pair was not significantly different on prime and second-class sites once the effects of predation and accidents were removed

from the breeding statistics. There was no evidence, however, that predators were generally more common on second-class sites (although this was possible), or that wheatear nests were built in more vulnerable positions on such sites. The estimates of total annual production were therefore based on 4.5 fledglings per pair in 1977 and 5.5 per pair in 1976, regardless of the class of the site.

DISCUSSION

The breeding biology of the wheatear in Breckland seems similar to that in other areas of Britain (CONDER, 1956; BELSHAW and HODGSON, unpubl.) and elsewhere (PANOW, 1974). Breckland, however, is an area devoid of the rocks and screes used as nest sites in other parts of the range, but provides a substitute in the form of extremely numerous rabbit burrows. Breeding occurs earlier on the Brecks than in northern England, where hatching dates for first broods are usually in late May or early June (BELSHAW and HODGSON, unpubl.; personal observations). Despite the later start to breeding, second broods may occur fairly commonly in the north, hatching about the end of June or early July in Northumbria (A. BELSHAW, pers. comm.). However, the further north, the later the start to the breeding season, so that most Scottish wheatears appear to produce only one brood, and those rearing 2 do not migrate until late August (BELSHAW and HODGSON, unpubl.). Wheatears in the south of England thus have more time in which to raise 2 broods, and may be more productive than populations further north.

RICKLEFS (1969) found amongst a sample of 50 studies of altricial, temperate-zone, small land birds, that predation killed about 25 % of eggs and young, accounting for 50 % of all losses. In the present study predators took 26 % of eggs and young but other sources of mortality (desertion, accidents, hatch failure and starvation) were less important and accounted for only a further 20 % of eggs and young. More nests were predated after hatching

than before, possibly because the noise of the chicks attracted predators.

Amongst hole-nesting species, losses due to predation are usually lower than average (LACK, 1954). However the wheatear is atypical of hole-nesters in that its holes are in the ground rather than above ground. Ground-nesting species tend to suffer above-average nest predation and in the wheatear this may counterbalance the protection gained by hole-nesting.

Incomplete hatching, mainly due to infertility, was common, accounting for 11.1 % of eggs in first clutches, 7.5 % of those in second clutches, and 9.8 % of those in replacements. BELSHAW and HODGSON (unpubl.) found a similar infertility rate of 12.1 % in first broods and 8.3 % in seconds, and according to RICKLEFS' (1969) review, a failure rate of this order is the norm in altricial, temperate-zone land birds. Why such a high proportion of infertile eggs should be laid at all remains unknown, although HAMMOND (1952, quoted in MARSHALL, 1961) states that the percentage fertility of eggs of the domestic fowl (*Gallus gallus*) decreases rapidly from the 5th to 7th day after insemination. A similar factor may have contributed to the incomplete hatching in the wheatear, and might also help to explain why larger clutches hatched proportionately fewer eggs, as the later eggs might be less readily fertilised.

The fact that larger clutches had a greater tendency to hatch incompletely offset the advantage of producing more than 6 eggs. The modal clutch size of 6 hatched most eggs per brood, suggesting that clutch size may be adjusted to the maximum number of eggs that the parents can fertilise and hatch. Alternatively the number of eggs fertilised may be adjusted to the optimum clutch size, where the optimum is defined as that clutch size producing the maximum number of fledged young, in accordance with LACK's (1954) views. In fact the modal clutch size did produce the most fledged young per brood, and broods from which 6 eggs hatched also produced the most fledglings (Table 3), but unfortunately no brood hatched more than 6 so, it is not known whether larger broods would have produced more

or fewer fledglings. Hence the data are not sufficient to support or reject LACK's (1954) hypothesis which states that the clutch size is adjusted to the maximum number of young for which the parents can find food. Despite the unimportance of starvation in the present study, the occurrence of runts in a few broods suggests that it might become an important mortality factor in other circumstances.

It was not possible to assess adequately the contribution made by second broods to the production of fledglings, owing to the small sample size. With more data it would be possible to investigate: (1) whether pairs with small first broods are able to compensate to some extent by producing a second, (2) whether production of a large first brood impairs ability to produce a second, (3) whether pairs with earlier first broods are more likely to have a second, or tend to have a larger second brood, (4) whether a longer gap between broods is followed by a larger or a smaller second brood (the latter being caused, possibly, by deterioration of the food supply or proximity to moult).

The fact that second broods were smaller, on average, than firsts, and that replacements which were intermediate in timing were also intermediate in size, is an example of a common phenomenon among temperature-zone passerines, which LACK (1954) suggested was principally caused by seasonal variations in food supply. The food supply of the wheatear was examined (TYE, in prep.) and a peak in abundance of ground-dwelling invertebrates found to occur in late May in both years, coinciding with the nestling stage of most first broods. A peak in large aerial insects (such as bees and large flies) occurred later, in early July, and this coincided with the nestling stage of most second broods. Despite nestlings being fed on large aerial insects when these were available (TYE, in prep.), ground-dwelling invertebrates were easier to collect. Hence these variations in food supply may help to explain the seasonal variation in clutch size. Further, the abundance of large aerial insects was lower in 1977, when fewer second broods were raised.

Comparisons between the 2 years must be made

with caution, bearing in mind the small size of the 1976 sample. However different weather conditions in 1976 and 1977 presented the wheatears with different opportunities for feeding. 1976 was an extremely hot, dry summer and the small amount of rain fell in a few heavy storms. These were ideal conditions for feeding because the wheatear's feeding techniques and the availability of its prey are adversely affected by rain (TYE, in prep.), so 1977, a cooler, cloudier summer with greater, more evenly-spread rainfall, was a poorer year for them. This may have contributed towards the lower frequency of second broods in 1977 which in turn caused the difference in production between the 2 years. Further evidence for this view was provided by casual observations at several sites in 1975 and 1978. In 1975 the summer was similar to 1976 although not quite so hot and dry, and the frequency of second broods was high. In 1978 the summer was cooler and more overcast and fewer second broods were produced.

Estimates of density may be made in a number of ways. Those in Table 4 were calculated from territory size and are thus estimates of the numbers per unit area of suitable habitat. Variations in density between sites will be discussed elsewhere (TYE, in prep.) but Breckland densities averaged 35 pairs per km² (range 15–52 pairs per km²). Other estimates made in the same way give densities of a similar order, namely CONDER (1956) who found an average territory size of 3.8 acre (1.5 ha.) or 65 pairs per km², and BROOKE (1979) who found an average territory size of 2.9 ha., or 34 pairs per km² (data calculated from Fig. 3 of BROOKE, 1979). These were both estimates for Skokholm Island, off Wales. In the northern Pennines at Moor House I measured some territory sizes and found a mean of 2.4 ± 0.2 ha. ($n = 19$), representing a density of 42 pairs per km². The estimates for Skokholm and Moor House, however, were made on populations where the territories were not completely contiguous and did not cover the whole area of the site, unlike the case for most of the Breckland heaths, and illustrate the unsuitability of density estimates based on territory size in such cases. At Moor House,

wheatear territories were largely patches of short grassland among heather moor, and a density calculation based on the total number of wheatears and the size of the entire moor produces a much lower figure of about 1 pair per km². A similar estimate for Skokholm is in CONDER (1953), who found up to 38 pairs per km² although numbers have since declined to between 7 and 9 pairs per km² (BROOKE, 1979). For Breckland, an estimate of density based on the total number of pairs and the total area of heathland in all 3 categories is 6.9–11.6 pairs per km². Estimates for other parts of the country using the method based on total site area give similar figures. In the Yorkshire Pennines, WILLIAMSON (1968) found about 10 pairs per km², in Westmoreland (now Cumbria), ROBSON and WILLIAMSON (1972) found 4 pairs per km² and in Powys, MASSEY (1978) found between 1 and 4 pairs per km².

The above discussion emphasises the difficulties in estimating the density of animals with a clumped distribution, but indicates that the territory sizes of wheatears on the Breckland were similar to those in other parts of Britain. It also indicates that densities on the Breckland were in the higher part of the range of densities found elsewhere in Britain and, in the case of prime sites, considerably higher.

The wheatear has declined considerably in numbers on the Brecklands since the beginning of this century (SHARROCK, 1976). Breckland was formerly an area devoted largely to rabbit warrening, and the numbers of rabbits and warrens remained high until around 1900 (SHEAIL, 1971). Arable farming began to expand in the area about this time, removing many areas which had previously been left to rabbits and sheep (e.g. MARTELLI, 1952). Whereas rabbit and sheep grazing had provided the short turf favoured by wheatears, arable land was not used by them. A further decline was caused by the planting of conifer forests over large areas which were formerly heathland. The major plantations were established in the 1920's and 1930's although reclamation for forestry continues to the present day. Conifer planting causes the total disappearance of the wheatear from the planted area (LACK, 1933; 1939). The final

factor hastening the decline was the introduction of myxomatosis in the early 1950's which devastated the rabbit population. The removal of grazing pressure allowed the rapid expansion of bracken and heather. The subsequent reduction in virulence of the disease and increase in the rabbit population has apparently not reduced these areas to their former limited extent. Therefore heaths which once carried short turf suitable for wheatears are now unsuitable.

The decline of the wheatear on Breckland can therefore be attributed to removal of its habitat, a process which continues. Several Brecks are now nature reserves, but a large number remain in private hands, many on a single large estate. Amongst these are some of the best wheatear sites, namely Deadman's Grave and Foxhole Heath. They are steadily being reclaimed. The greatest area of heathland is on the Stanford Practical Training Area, but this is largely unsuitable for wheatears at present. Even amongst the nature reserves grazing pressure is insufficient on some sites (e.g. Thetford Heath) to maintain a turf short enough to support a high density of wheatears. Intermittent rotavation of parts of such sites at intervals of perhaps 5 years does succeed in attracting wheatears to the resultant short turf, as experiments at Thetford Heath have shown. Unless management practices change, therefore, the future of the Breckland population of wheatears appears to be one of further decline. The disappearance of the wheatear would accompany the loss of its unique Breckland habitat. In order to halt the decline it would be necessary to implement one or more of the following measures: (1) increase the number of reserves or otherwise cease reclamation of heathland, (2) reduce the length of turf on existing unsuitable sites and reduce the size of areas of bracken and dense heather. The latter could be done by increasing grazing pressure by rabbits or sheep, periodic rotavation, and bracken control.

ACKNOWLEDGEMENTS

The work described in this paper was part of a PhD study under the supervision of the late Prof. R K. Mur-

ton and Dr P.P.G. Bateson. I am grateful for their help. Finance was provided by a Natural Environment Research Council Studentship and by the H.E. Durham Fund of King's College Cambridge. Dr J.P. Dempster kindly allowed me the use of facilities at Monks Wood. For access to land I am grateful to the Elveden Estate, the Ministry of Defence, the Nature Conservancy Council and the Norfolk Naturalists' Trust.

REFERENCES

- BELSHAW (A.) and HODGSON (M.), unpubl. — Some field observations on the wheatears breeding in the Alwin Valley, Northumberland.
- BROOKE (M. de L.), 1979. — Differences in the quality of territories held by wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *J. Anim. Ecol.*, **48**, 21-32.
- CONDER (P.J.), 1953. — A list of the birds of Skokholm, Pembrokeshire. *North-western Naturalist*, **24**, 211-219.
- CONDER (P.J.), 1956. — The territory of the wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ibis*, **98**, 453-459.
- FARROW (E.P.), 1925. — Plant life on East Anglian heaths. Cambridge University Press: Cambridge.
- HAMMOND (J.), 1952. — In Parkes, A.S. (ed.), F.H.A. Marshall's Physiology of Reproduction. Vol. 2 A. Longman's: London.
- LACK (D.), 1933. — Habitat selection in birds with special reference to the effects of afforestation on the Breckland avifauna. *J. Anim. Ecol.*, **2**, 239-262.
- LACK (D.), 1939. — Further changes in the Breckland avifauna caused by afforestation. *J. Anim. Ecol.*, **8**, 277-285.
- LACK (D.), 1954. — The natural regulation of animal numbers. Clarendon. Oxford.
- MARSHALL (A.J.), 1961. — In Marshall, A.J. (ed.) Biology and comparative physiology of birds Vol. 2. Academic Press: New York and London.
- MARTELLI (G.), 1952. — The Elveden enterprise. Faber and Faber: London.
- MASSEY (M.E.), 1978. — The bird community of an upland nature reserve in Powys 1970-1977. *Bird Study*, **25**, 167-174.
- PANOW (E.N.), 1974. — Die Steinschatzter. Ziemsen-Verlag: Wittenberg-Lutherstadt.
- RICKLEFS (R.E.), 1969. — An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contrib. Zool.*, **9**, 1-48.
- ROBSON (R.W.) and WILLIAMSON (K.), 1972. — The breeding birds of a Westmoreland farm. *Bird Study*, **19**, 202-214.
- SHARROCK (J.T.R.), 1976. — The atlas of breeding birds in Britain and Ireland. Poyser: Berkhamsted.
- SHEAIL (J.), 1971. — Rabbits and their history. David and Charles: Newton Abbot.
- SNOW (D.W.), 1969. — The moult of British thrushes and chats. *Bird Study*, **16**, 115-129.
- WATT (A.S.), 1936. — Studies on the ecology of Breckland. I. Climate, soil and vegetation. *J. Ecol.*, **24**, 117-138.
- WILLIAMSON (K.), 1957. — The annual post-nuptial moult in the wheatear (*Oenanthe oenanthe*). *Bird-banding*, **28**, 129-135.
- WILLIAMSON (K.), 1968. — Bird communities in the Malham Tarn area of the Pennines. *Field Studies*, **2**, 651-668.

APPENDIX

The location of heaths mentioned in the text.

	Coordinates		Grid reference (TL)
	52° . N,	0° . E	
Barnhamcross Common	24'	44'	865815
Berner's Heath	22'	39'	800765
Brettenham Heath	26'	50'	925860
Bridgham Heath	27'	50'	920870
Cavenham Heath	19'	35'	760725
Deadman's Grave	20'	36'	773745
East Wretham Heath	27'	49'	910883
Eriswell Low Warren	23'	35'	725797
Foxhole Heath	22'	33'	736780
Horn Heath	22'	37'	785770
Knettishall Heath	23'	52'	950805
Lakenheath Warren	24'	35'	760805
RAF Lakenheath	24'	34'	740820
Stanford P.T.A.	31'	46'	880940
Thetford Heath	23'	43'	845800
Tuddenham Heath	20'	34'	745730
Wangford Warren	26'	35'	757822
Weather Heath	22'	37'	783775
Weeting Heath	28'	35'	758890

ANALYSE DE LA DISTRIBUTION SPATIALE DU LAPIN DE GARENNE, *ORYCTOLAGUS CUNICULUS* (L.) SUR UNE LANDE BRETONNE

par Jean Louis CHAPUIS

Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie, Université de Rennes, 35042 Rennes Cédex

RÉSUMÉ

L'étude de la distribution spatiale du Lapin de Garenne *Oryctolagus cuniculus* a été effectuée dans les landes du Cap Fréhel (Bretagne) le long d'un transect de 2 000 m traversant les principales unités de végétation présentes sur le Cap.

Nous avons relevé tous les 5 mètres et sur une surface de 20 m² les caractéristiques du milieu (topographie, types de sols, nature de l'unité végétale, hauteur de la végétation, recouvrement du sol par la végétation) et les indices de présence des Lapins (terriers, grails, coulées, crottes fraîches et vieilles, latrines).

L'analyse graphique et l'analyse factorielle des correspondances de ces données recueillies sur 400 surfaces échantillons nous ont permis de constater que les colonies de Lapins sont distribuées en taches sur les landes du Cap Fréhel. Leur distribution peut être mise en relation avec celle des filons de dolérite (occupant les reliefs), où les individus disposent d'un sol profond et bien drainé leur permettant d'y installer leurs terriers et rabouillères. Ils se nourrissent de part et d'autre de ces filons, en landes xérophiles et mésophiles pendant toute l'année et en landes hygrophiles, au cours de l'été, lorsqu'elles sont proches et accessibles.

La définition du régime alimentaire du Lapin de garenne *Oryctolagus cuniculus* sur les landes du Cap Fréhel nous a conduit à étudier au préalable la distribution spatiale de l'espèce sur cette zone d'inculture. MYKYTOWYCZ (1974) a montré, en Australie,

SUMMARY

An analysis of the spatial distribution of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) was made on Cap Fréhel Heathland (Brittany) along a transect of 2000 meters covering the main representative vegetational units on the Cap.

Every five meters in a 20 m² area, the characteristics of the environment (topography, soil types, nature of the vegetational units, vegetation height, percent soil covered by vegetation) and rabbit sign (burrows, scratchings, runs, fresh and old pellets, defecation points).

Graphical and factorial analysis of the data collected on 400 sample zones revealed that rabbits colonies are patchily distributed on the Cap Fréhel Heathland. This distribution can be related to one of the dolerite veins where individuals dispose of deep and well drained soil, allowing them to establish their burrows and nests. They feed on each side of these veins, on the xerophilic and mesophilic heaths throughout the year and on hygrophilic heath during the summer, when these are near and accessible

que le Lapin, espèce grégaire a une répartition contagieuse due à la structure sociale fortement hiérarchisée des groupes. A Fréhel, l'étude entreprise en 1978 a pour but de déterminer les principaux facteurs physiques du milieu susceptibles d'intervenir

sur la distribution spatiale des individus et de définir le rôle joué par les différents types de landes présents sur le Cap.

DESCRIPTION DU MILIEU

Les landes de Fréhel, réserve biologique de 400 ha environ, sont situées à l'est de la Baie de Saint-Brieuc, dans le département des Côtes-du-Nord (commune de Fréhel : 48° 41' de latitude Nord et 2° 19' de longitude Ouest).

Le climat de cette région, adouci par la proximité de la Manche, peut être caractérisé par des températures oscillant en moyennes mensuelles entre 3,2 °C en janvier-février et 20 °C en juillet-août (période 1951-1970). Les précipitations, peu importantes (entre 600 et 700 mm) par rapport au reste de la Bretagne (LARIVIÈRE et VERDOU, 1969), sont généralement assez bien réparties au cours des mois, bien que depuis quelques années, nous notons la présence d'une période d'aridité au cours de l'été. Signalons encore que les vents, fréquents, sont souvent violents.

Les landes du Cap Fréhel occupent un plateau vallonné de 70 m d'altitude constitué de grès rose feldspathique, antérieur au Permien, sillonné de filons de dolérite de direction NW-SE. Ces formations ont subi des processus d'altération. ESTÉOULE *et al.* (1973) distinguent deux types de sols :

- les sols formés sur grès : rankers, sols à pseudogley, sols colluviaux hydromorphes et sols tourbeux;
- les sols formés sur les filons de dolérite : sols bruns.

Dans un schéma théorique (fig. 1) établi d'après les données de ces auteurs et de ESMENJAUD (com. pers.), les principales caractéristiques de ces sols se résument comme suit :

— Les sols bruns sont profonds et meubles malgré la présence de quelques blocs de dolérite et de grès. Les horizons A₁₃ et g sont perméables mais un

plancher argileux rend les horizons B_{p1} et B_{p2} imperméables.

— Les rankers, dont les profils varient en fonction de leurs situations (en haut ou en bas de pente), sont peu profonds et dès l'horizon A₁₂ se manifeste la présence de nombreux blocs de grès. Tous les horizons sont perméables.

— Les pseudogleys correspondent à des sols relativement profonds, dont seuls les premiers horizons (A₁₁ et A₁₂) sont perméables.

Nous n'avons pas représenté sur notre schéma le profil des sols colluviaux hydromorphes et des sols tourbeux qui occupent une surface limitée sur le Cap.

L'étude de la végétation présente sur ces landes a permis à FORGEARD *et al.* (1973) de différencier 12 unités de végétation et d'en établir la carte (fig. 2).

Parmi les unités de végétation les plus représentées, citons :

- Les landes établies sur sols bruns :
 - en haut de pente : landes à Ajoncs hauts, Pteridaie,
 - en bas de pente : saulaie.
- Les landes établies sur rankers (sur les versants des vallons) : landes sèches rases à Callune et sans Callune; lande mésophile.
- Les landes établies sur gley ou pseudogley : lande méso-hygrophile; landes humides à Molinie; landes tourbeuses.

Ces landes sont paucispécifiques sur le plan végétal. Les espèces dominantes sont les Ajoncs (*Ulex europaeus*, *U. gallii*), les Ericacées (*Erica cinerea*, *E. ciliaris*, *E. tetralix* et *Calluna vulgaris*), les Graminées : *Molinia caerulea* en lande hygrophile et *Holcus lanatus* en lande xérophile.

En conclusion, nous pouvons dire que la répartition de ces landes est étroitement liée aux caractéristiques géologiques, topographiques et pédologiques de cette zone et, en particulier, à l'état hydrique du sol. Ces différents types de landes ont des surfaces plus ou moins étendues; elles sont imbriquées les unes dans les autres et composent une mosaïque.

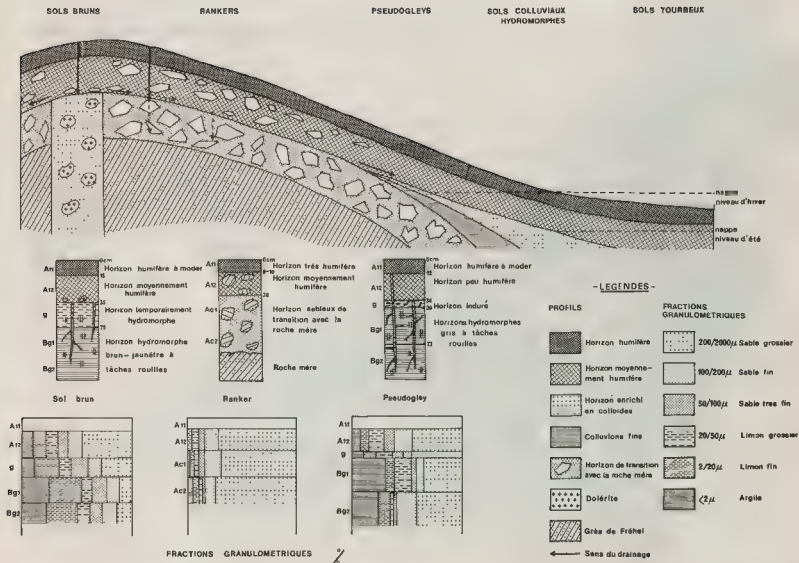


FIG. 1 — Répartition schématique des différents types de sols sur les landes du Cap Fréhel.
Schéma établi d'après les travaux de ESTEIOLE *et al.* (1973) et ESMENJAUD (communication personnelle).

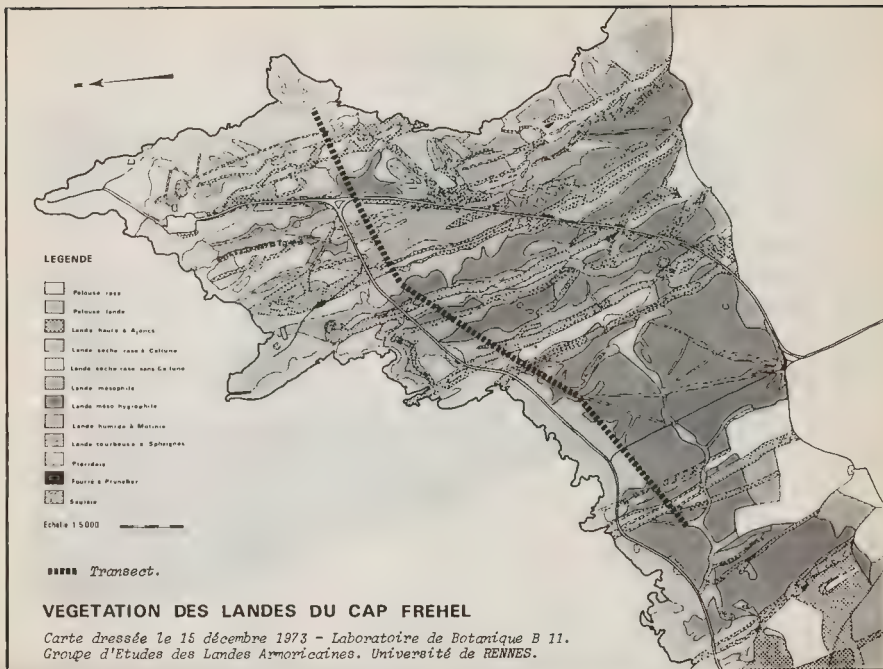


FIG. 2. — Carte de la végétation des landes du Cap Fréhel

MÉTHODES D'ÉTUDE

La méthodologie que nous avons employée est basée sur le relevé des principaux indices de présence du Lapin (terriers, coulées, grattis, fèces...). Cette technique a été appliquée par plusieurs auteurs qui se sont intéressés plus particulièrement à certains signes :

- les fèces : TAYLOR et WILLIAMS (1966), GIBB *et al.* (1969), PAGES (1977);
- les terriers : MYERS et PARKER (1965, 1975), MYERS *et al.* (1975), PARKER et MYERS (1974), PARKER *et al.* (1976), HUBER (1977).

En plus des signes de présence du Lapin, nous avons noté sur la zone prospectée : la topographie, la nature du sol, la nature, la hauteur et le recouvrement de la végétation.

A. ZONE PROSPECTÉE.

Afin d'obtenir des résultats précis correspondant à la distribution spatiale du Lapin de Garenne au moment de notre étude, nous avons limité notre prospection à un transect que nous avons parcouru les 27 et 28 mars 1978, début de la période de reproduction et, de ce fait, période où cette étude donne les meilleurs résultats selon MYERS *et al.* (1975).

La méthode de transect, préconisée par les botanistes (PARKER, 1951-1954, LONG, 1958 et CORRE, 1970) est de plus en plus utilisée pour l'étude de la distribution spatiale des Invertébrés et des Vertébrés. Elle permet, dans un milieu hétérogène, de mettre en évidence les relations existant entre les conditions édaphiques, la répartition des végétaux et la distribution de la faune.

Le transect choisi mesure 2 kilomètres et traverse les principaux types de landes existant sur le Cap (fig. 2).

Le long de cet itinéraire, nous avons effectué nos relevés sur 400 bandes de 20 m² (20 m × 1 m) perpendiculaires au transect et distantes les unes des autres de 4 mètres (fig. 3).

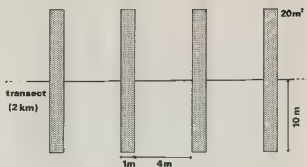


Fig. 3. — Répartition des surfaces-échantillons le long du transect.

B. CARACTÉRISTIQUES DU MILIEU.

Nous avons noté tout d'abord la topographie de la zone prospectée puis nous avons classé chacune des bandes considérées dans l'une des classes suivantes : crête, versant, dépression. Par ailleurs, pour chaque surface-échantillon nous avons pris en compte la nature du sol et les caractéristiques de la végétation :

— La nature du sol a été définie d'après la carte des sols (au 1/10 000) établie par ESTÉOULE *et al.* (1973). Nous avons distingué la présence des trois types de sols : sols bruns, rankers, pseudogleys.

— La végétation a été caractérisée par plusieurs paramètres : sa nature, sa hauteur moyenne et son pourcentage de recouvrement.

Les travaux de FORGEARD *et al.* (1973) et nos observations nous ont permis de caractériser la nature de la végétation présente; le transect choisi coupe 8 unités de végétation.

En ce qui concerne la hauteur et le recouvrement, nous avons différencié pour chacun de ces paramètres 6 classes :

Hauteur	Recouvrement
0 : absence de végétation	0 : pas de végétation
1 : 0 à 30 cm	1 : recouvrement de 0 à 25 %
2 : 30 à 60 cm	2 : de 25 à 50 %
3 : 60 cm à 1 m	3 : de 50 à 75 %
4 : 1 m à 1,5 m	4 : de 75 % à 100 %
5 : hauteur supérieure à 1,5 m	5 : 100 %

C. SIGNES DE PRÉSENCE DU LAPIN.

Parmi les signes de présence du Lapin, nous avons choisi de prendre en considération : les entrées des terriers, les grattis, les coulées, les fèces (vieilles et fraîches) et les points de défécation. Nous n'avons pas tenu compte d'autres indices de présence tels que les traces « d'abrouissement », les traces de pas, qui ne sont pas toujours faciles à observer.

1) Les entrées de terriers.

Le Lapin de garenne est un *Leporidae* vivant en partie sous terre dans un terrier qui lui apporte à la fois un lieu de repos à l'abri des gros prédateurs et une protection vis-à-vis des conditions extrêmes de température.

La possibilité de creuser des terriers est donc primordiale pour l'installation et le développement du Lapin de garenne, bien que, dans certains cas, en absence de sol meuble et en présence d'abris naturels (amas de pierres, muraille, végétation dense), la population peut se maintenir dans de bonnes conditions sans présence de terriers (HOWARD, 1958).

Lorsque le sol est nu, les entrées de terriers sont facilement repérables. Dans certains milieux par contre, en lande mésophile par exemple, le dénombrement des terriers est rendu difficile par l'existence d'une végétation très dense et épineuse. Les entrées peuvent persister longtemps après l'abandon de la garenne, il est donc nécessaire de préciser si elles sont fréquentées ou non. Une galerie est considérée comme abandonnée lorsque l'on observe l'absence de crottes fraîches à proximité et la présence de débris végétaux et de toiles d'araignées à l'entrée. La présence de terriers fréquentés est certainement le signe le plus fiable lorsqu'on désire connaître la distribution de cet animal sédentaire. Sur chacune des surfaces-échantillons, nous n'avons retenu que le critère présence-absence, en précisant toutefois s'ils sont fréquentés ou non.

2) Les grattis.

Ces petits trous peu profonds, relativement étroits, sont caractéristiques de la présence du Lapin. Leur signification est mal connue; certains auteurs pensent que les Lapins creusent le sol pour se nourrir des racines (SOUTHERN, 1940; THOMPSON et WORDEN, 1956), hypothèse peu vraisemblable car on trouve généralement ces grattis sur un sol nu, facile à creuser et dépourvu de végétation. TAYLOR et WILLIAMS (1956), HOWARD (1958) notent qu'ils sont abondants en zones sablonneuses ou sur sol nu et à densité de Lapins similaires, semblent beaucoup moins fréquents sur sols compacts, pierreux ou en prairies.

Les grattis donnent donc une information sur la fréquentation d'une zone par les Lapins mais leur nombre ne permet pas une estimation des populations d'autant plus que leur pérennité, peu connue, est variable suivant les conditions climatiques et édaphiques.

TAYLOR et WILLIAMS (1956) précisent que le comptage des grattis en Nouvelle-Zélande, dans des milieux différents, apporte plus d'informations sur le type de sols et la nature du couvert végétal que sur la densité actuelle des populations. Ces grattis peuvent être cependant utilisés pour mesurer des fluctuations de population dans la même zone ou dans des zones ayant les mêmes caractéristiques.

MYKYTOWYCZ et GAMBALES (1969), MYERS et POOLE (1961) les attribuent à un comportement de déplacement. Nos observations en prairie (CHAPUIS, 1976, 1979) tendent à confirmer cette opinion. De plus, généralement, le Lapin dépose sur cet amas de terre quelques crottes et son urine, ce qui peut être considéré comme un marquage territorial. De même que pour les terriers, nous avons noté simplement, sur les surfaces-échantillons, la présence-absence des grattis.

3) Les coulées.

Les Lapins se nourrissent généralement à proximité de leur garenne mais, en fonction de la nourri-

ture disponible, ils peuvent effectuer des déplacements quotidiens relativement importants, de l'ordre de quelques centaines de mètres.

Comme la plupart des mammifères, les Lapins qui se rendent sur leurs zones de nourrissage empruntent souvent les mêmes itinéraires. Ils créent ainsi par piétinement, par sectionnement des tiges, une coulée plus ou moins nette. Ces coulées peuvent être encore visibles longtemps après l'abandon du trajet. Nous avons pu le constater puisque certaines conduisaient à des zones inondées et d'autres n'étaient parsemées que de vieilles crottes. Elles sont moins marquées dans certains milieux; c'est le cas des landes rases et des landes à Ajoncs hauts lorsque le recouvrement du sol par la végétation n'est pas total.

Les coulées constituent uniquement un indice de fréquentation et donnent des informations qui doivent être utilisées avec précaution, sous réserve d'identification des animaux qui les fréquentent. Sur chaque unité de surface, nous avons dénombré ces passages et avons établi 4 classes :

- 0 = absence de coulées,
- 1 = de 1 à 3,
- 2 = de 4 à 6,
- 3 = plus de 6.

4) Les fèces.

La présence de fèces est certainement le meilleur indice de fréquentation d'un milieu. TAYLOR et WILLIAMS (1956) énoncent les différents paramètres qui interviennent sur le nombre de crottes présentes sur une zone fréquentée par les Lapins, quelle que soit la période envisagée. Il dépend :

- du nombre de Lapins présents;
- du taux moyen de production de crottes par les Lapins pour la période antérieure au comptage. Il dépend à la fois de la structure d'âge de la population, de la nourriture disponible et de la saison considérée;
- de la vitesse de dégradation et de disparition des crottes qui varie selon les conditions climatiques, la nature du couvert végétal, l'activité bactérienne et la présence d'insectes coprophages;
- de l'efficacité de l'observateur.

Lors de nos observations, nous avons distingué la présence de crottes vieilles et celle de crottes fraîches car elles n'ont pas la même signification.

La présence de crottes fraîches traduit, en effet, la fréquentation de la zone considérée au moment de l'étude alors que les crottes vieilles intègrent des déplacements des individus sur une plus longue période.

Un des problèmes que pose le dénombrement des crottes fraîches est lié à la définition du caractère de fraîcheur. En effet, l'aspect frais (couleur, lustré, douceur) est subjectif et variable selon la nourriture ingérée et les conditions climatiques. Par ailleurs, le nombre de crottes fraîches fluctue en fonction de la fréquence des sorties des Lapins qui, elle-même, est en relation avec les conditions climatiques antérieures à la période d'étude. MYKTYOWYCZ et GAMBALES (1969) remarquent que le nombre de crottes déposées diminue pendant les pluies fortes et continues et augmente de manière significative (2 fois) un peu après. Pour notre part, les conditions climatiques avant et pendant notre étude peuvent être caractérisées par des pluies parfois abondantes, sous forme d'averses et un vent fort. Sur chacune de nos surfaces-échantillons, nous avons défini :

- pour les crottes vieilles : 4 classes suivant leur abondance :
 - 0 : pas de crottes,
 - 1 : quelques crottes (< à 20),
 - 2 : de 20 à 50,
 - 3 : nombre supérieur à 50;
- pour les crottes fraîches : 4 classes également :
 - 0 : absence de fèces fraîches,
 - 1 : quelques-unes (< à 10),
 - 2 : de 10 à 20,
 - 3 : nombre supérieur à 20.

5) Les points de défécation (latrines).

Le Lapin de garenne dépose ses fèces une par une ou par petits tas, soit au hasard de ses déplacements, soit sur les latrines, amas de crottes se trouvant en général sur un sol nu ou sur une végé-

tation rase. MYKYTOWYCZ (1968, 1974) pense que ces points de défécation participent à la délimitation des territoires et ont une fonction de communication. Ils ne sont pas disposés au hasard mais concentrés en des points plus exposés aux contacts et à « l'invasion par des étrangers ».

MYKYTOWYCZ et GAMBALES (1969) remarquent que le nombre de latrines varie en fonction de celui des animaux mais il ne peut pour autant donner une indication concernant la densité des populations. Sur chacune des surfaces-échantillons, nous avons dénombré les latrines présentes, et distingué, suivant leur nombre, 4 classes :

- 0 : absence de latrines,
- 1 : 1 à 3 points de défécation,
- 2 : 4 à 6,
- 3 : de 7 à 9 (9 étant le maximum dénombré).

En conclusion, nous pouvons classer ces différents signes selon leurs significations et leurs valeurs :

- signes d'installation des colonies : les terriers fréquentés,
- signes de fréquentation actuelle d'un milieu : les crottes fraîches, les latrines, les coulées associées aux crottes fraîches,
- signes de fréquentation antérieure : les crottes vieilles, les coulées.

EXPRESSIONS ET TRAITEMENTS DE DONNÉES

Nous avons tout d'abord représenté nos différentes données, graphiquement, ce qui nous permet d'avoir une image globale du transect, des caractéristiques du milieu et de la répartition des indices de présence du Lapin. Puis, afin de définir les relations existantes entre les caractéristiques du milieu et les indices de présence du Lapin, et afin de préciser quel est le rôle des différents types de landes, nous avons utilisé l'analyse factorielle des correspondances. L'utilisation de ce type d'analyse aboutit à un traitement expéditif des tableaux de données et « (...) à une *synthèse*, car il y a confrontation de faits

nombreux mis ensemble (...) » (BENZECRI *et al.*, 1973).

Chaque surface-échantillon est considérée comme étant une observation et est décrite par 12 descripteurs : 6 descripteurs « milieu » et 6 descripteurs « animal ».

Descripteurs de « milieu »

- HV : hauteur de la végétation.
- RE : recouvrement du sol par la végétation.
- AS : associations végétales présentes.
- SO : nature du sol.
- TO : topographie.
- MO : modification du milieu par l'homme.

Descripteurs « animal » (signes de présence)

- CO : coulées.
- TE : terriers.
- CF : crottes fraîches.
- CV : crottes vieilles.
- LA : latrines.
- GR : grattis.

Chaque descripteur est subdivisé en classes (variables).

Exemple :

Descripteur topographie

- TO : TOS : sommet de crête.
- TOV : versant.
- TOD : dépression.

Descripteur terrier

- TE : TEO : terrier absent.
- TEF : terrier fréquenté.
- TEN : terrier non fréquenté.

Nous avons donc 400 observations, 12 descripteurs et 50 variables (liste complète des variables en annexe). Cette analyse a été effectuée à Jouy-en-Josas sur ordinateur I.B.M. 360-50 du C.T.I. en utilisant le programme Tabet (Service de Biométrie du C.N.R.Z.).

RÉSULTATS

1. ANALYSE GRAPHIQUE.

La représentation graphique des données recueillies le long du transect montre figure 4 que les

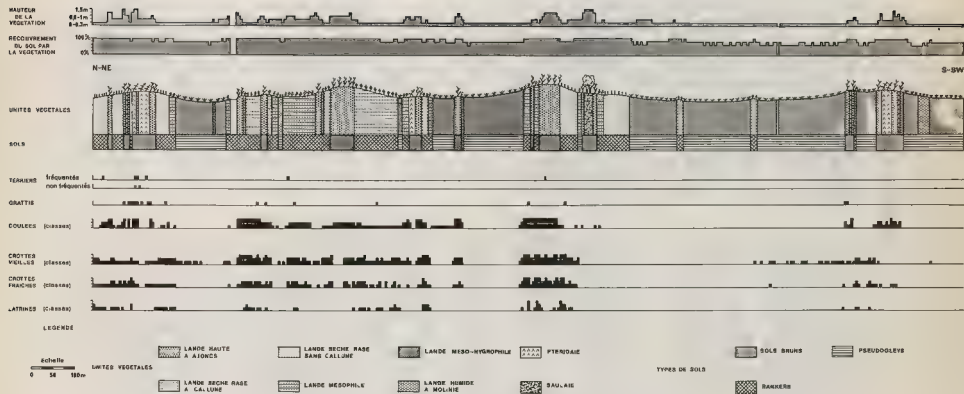


Fig. 4. — Répartition des principaux indices de présence du Lapin de garenne le long d'un transect de 2 000 m traversant les unités de végétation et les types de sols les plus représentés sur les landes du Cap Fréhel (mars 1978).

indices de présence du Lapin ne sont pas répartis uniformément le long du transect :

— les terriers sont peu fréquents sur les landes du Cap Fréhel. La majorité d'entre eux ont été trouvés sur sols bruns, en landes à Ajoncs hauts et en ptéridaies;

— les grattis, peu nombreux, ne sont présents qu'en landes xéro- et mésophiles;

— les coulées, très abondantes en landes à Ajoncs hauts et en ptéridaies, montrent la fréquentation intensive de ces milieux;

— les vieilles crottes, dont la dégradation est lente, ont une répartition plus large que les autres indices. Leur présence en landes méso-hygrophiles indique que ces milieux ont été exploités mais à une autre période de l'année;

— les crottes fraîches sont abondantes en landes xérophiles et mésophiles, et absentes en landes méso-hygrophiles et hygrophiles;

— les points de défécation sont répartis principalement de part et d'autre des landes à Ajoncs hauts.

D'une manière générale, il ressort que les individus, au moment de notre étude, sont présents en landes xéro- et mésophiles et qu'ils sont absents en landes méso-hygrophiles et hygrophiles. Il apparaît également que les colonies de Lapins sont distribuées en taches dans la partie Sud-Sud-Ouest du transect où les zones humides occupent des surfaces relativement importantes de part et d'autre des landes éboulées sur les sommets et les versants des reliefs. Ceci est moins visible dans la partie Nord-Nord-Est.

2. ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES.

Plus de 40 % de la variabilité du nuage de points est expliqué par les quatre premiers facteurs dont 16,25 par le premier d'entre eux. Chacun des facteurs 5, 6 et 7 n'expliquant pas plus de 6 % de

la variabilité du nuage, nous n'avons cherché la signification que des 4 premiers facteurs :

a) Plan des facteurs 1 et 2.

Examen des points « variables milieux ».

Le nuage des points d'observation a une forme typique en Y. Si l'on affecte à chaque point un sigle en fonction de son appartenance au type de sols ou à l'unité de végétation correspondante, nous voyons se dessiner 3 ensembles de points (fig. 5) :
Nuage I : F_1 positif, F_2 nul : Végétation présente sur pseudogleys (landes hygrophiles);
Nuage II : F_2 négatif, F_2 positif : Végétation présente sur rankers (landes xéro- et mésophiles);
Nuage III : F_1 et F_2 négatifs : Végétation présente sur sols bruns (lande xérophile et saulaie).

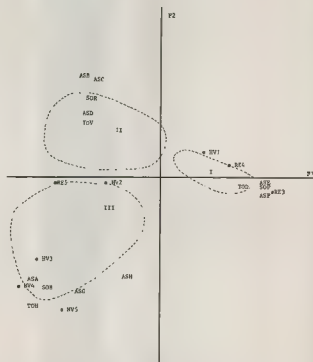


FIG. 5. — Plan des deux premiers facteurs.
— Répartition des points d'observation (seuls les contours des nuages ont été représentés).
— Répartition des variables descriptives du milieu.

L'examen de la répartition de l'ensemble des « variables milieu » (fig. 5) montre nettement, en allant des valeurs négatives aux valeurs positives du premier facteur, la séparation des landes xéro- et mésophile des zones hygrophiles. Le facteur 1 traduirait donc le bilan hydrique du sol.

Par ailleurs, le long du facteur 2, en allant des valeurs négatives aux valeurs positives, on constate une graduation de la hauteur de la végétation, à part le cas particulier de la route qui se traduit par une expulsion vers le bas de la variable HVO.

Examen des variables animales.

L'analyse globale des variables animales montre l'absence des signes de présence du Lapin en F_1 positif, dans le nuage 1 : absence de coulees (CO0), de crottes fraîches (CF0) et vieilles (CV0), de points de défécation (LA0), de terriers (TE0). Par contre, en F_1 négatif, nous remarquons la séparation des différentes variables (fig. 6).

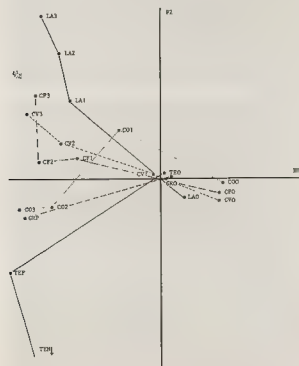


FIG. 6. — Plan des deux premiers facteurs. Répartition des variables animales.

En F_1 négatif et F_2 positif, nous notons une graduation ascendante pour les variables « latrine, crottes fraîches, crottes vieilles » et la présence de coulees (CO1). Ceci montre que les landes installées sur rankers constituent des zones préférentielles de fréquentation par les Lapins.

En F_1 et F_2 négatifs, ne sont présentes que les variables « coulees et terriers », ce qui signifie que les zones correspondantes sont essentiellement des zones d'abris et d'installation des garennes.

b) Plan des facteurs 1 et 3.

Sur ce plan, nous avons constaté une faible dispersion des points d'observation et variables qui sont regroupés vers la valeur nulle du facteur 3, sauf les points particuliers correspondant aux relevés effectués sur la route et le chemin qui sont expulsés en F_3 positif. Pour cette raison, nous n'avons pas interprété ce plan.

c) Plan des facteurs 1 et 4.

Le nuage de points a une forme de croissant. Lorsque nous donnons aux observations leur signification par rapport à l'unité de végétation ou au type de sols auquel ils appartiennent, nous remarquons que l'ensemble des points du nuage I du plan $F_1 F_2$ se trouve dans la même position alors que les nuages II et III se chevauchent en F_1 négatif et F_4 positif et négatif (fig. 7).

En examinant l'ensemble des variables « milieu et animales » (fig. 7 et 8) on constate que le facteur 1 est confirmé et que le facteur 4 semble lié de façon prépondérante aux variables animales; il représente donc une cause sous-jacente de variation de la fréquentation par les Lapins, indépendante des facteurs du milieu connus.

En résumé, nous pouvons dire que :

- le facteur 2 correspond à une cause qui traduit des particularités physiques du milieu induisant des modifications de la structure de la végétation;
- le facteur 4 semble lié aux variables animales

Par contre, d'après l'ensemble des résultats obtenus, tant par l'analyse graphique que par l'analyse factorielle, il semble que la nature du sol, principalement le bilan hydrique et la capacité de ressuyage, mais également la profondeur de terre meuble, correspondent aux principaux facteurs physiques limitant l'installation des Lapins.

En effet, bien que les sols soient relativement profonds (au minimum 60 cm), les horizons meubles sont plus ou moins épais : ranker : de 10 à 30 cm, sol brun : 60 cm, pseudogleys et sols colluviaux : supérieurs à 1 m. De l'épaisseur de terre meuble et de la perméabilité des différents horizons dépendra la possibilité de construire et de fréquenter les terriers.

Toutefois, si la couverture végétale offre un abri suffisant aux individus, le creusement de terriers n'est pas indispensable à leur survie. Par contre, en période de reproduction, la lapine doit pouvoir disposer d'un sol meuble et bien drainé pour établir sa rabouillère, petite galerie dans laquelle les jeunes demeureront trois semaines. La survie des lapereaux puis la croissance de la population sont fonction des conditions de drainage. Dans certains milieux, la noyade des jeunes est en effet un des principaux facteurs de mortalité (MYERS, 1958, ARTHUR, 1977).

A Fréhel, la réussite des portées est donc fonction de l'installation des rabouillères sur sols bruns (en haut de pente), condition qui influe directement sur le mode de distribution des individus. Localement, les lapines profitent également d'amas de terre résultant des modifications anthropiques du milieu (construction de blockhaus, de routes...).

En conclusion, les résultats obtenus lors de cette étude montrent d'une façon très nette que les colonies de Lapins sont distribuées en taches, en relation avec la présence des filons de dolérite (occupant les reliefs) où sont établies les galeries. Ils se nourrissent de part et d'autre de ces filons sur les landes sèches rases avec ou sans Callune, sur les landes mésophiles, durant la majeure partie de l'année, et également sur les landes méso-hygrophile et hygrophile lorsqu'elles sont proches et accessibles l'été.

Afin de préciser ces résultats, il serait intéressant :

— D'une part, de prospecter les zones de présence dans « leur longueur » (le long des filons de dolérite) pour savoir si elles sont occupées de manière homogène ou s'il existe des discontinuités. Il serait également important d'essayer de définir « les territoires » des différentes garennes en examinant dans le détail et en continu la répartition des latrines qui, selon MYKYTOWYCZ (1968, 1974), sert à les délimiter.

— D'autre part, le renouvellement d'une telle étude à différentes périodes de l'année devrait permettre de voir si la distribution spatiale des colonies est fixe dans le temps.

En effet, MYERS et PARKER (1965) signalent que la distribution d'*Oryctolagus cuniculus* ne peut être comprise qu'en relation avec l'hétérogénéité de toute la zone d'étude aussi bien dans l'espace que dans le temps. En réalisant ce type d'étude dans d'autres milieux, nous pourrions dégager le biotope synthétique de l'espèce et cerner plus précisément les principaux facteurs limitant l'installation et le développement des populations, ce qui permettrait de proposer, le cas échéant, certaines mesures d'entretien ou d'aménagement.

REMERCIEMENTS.

Nous tenons à remercier particulièrement Monsieur SPITZ, Laboratoire de la Faune sauvage et de Cynégétique « Sud » I.N.R.A. Toulouse qui nous a permis, par son aide et ses conseils, de traiter nos données par l'analyse factorielle des correspondances; Madame BARNAUD, Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie, Université de Rennes, pour ses conseils et sa participation au travail de terrain et l'Office National de la Chasse pour son aide financière.

BIBLIOGRAPHIE

ARTHUR (C.P.), 1977. — Contribution à l'étude du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (Linné) 1758 et de

- sa dynamique de population, *D.E.A. Ecologie, Paris VI*: 1-137.
- BENZECCI (J.P.), & coll., 1973. — L'analyse des données (2 vol.). I — La taxinomie, 1-615; II — L'analyse des correspondances, *Ed. Dunod, Paris*: 1-619.
- CHAPUIS (J.L.), 1976. — Contribution à l'étude du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.) 1758 et plus particulièrement de son régime alimentaire, *D.E.A. d'Eco-Ethologie, Rennes*: 1-46.
- CHAPUIS (J.L.), 1979. — Le régime alimentaire du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.), 1758 dans deux habitats contractés: une lande bretonne et un domaine de l'île de France. *Thèse 3^e cycle, Rennes*, 1-210, Pl. 1-7.
- CHAPUIS (J.L.) & LEFEUVRE (J.C.), 1980. — Evolution saisonnière du régime alimentaire du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.) sur une lande bretonne. Colloque Lande, *Bull. Soc. Ecologie*, à paraître.
- CORRE (J.J.), 1970. — La méthode des « transects » dans l'étude de la végétation littorale, *Bull. Acad. Soc. Lorraine Sci.*, 9: 59-79.
- ESTEOULE (J.), GUYADER (J.) & JIGOREL (A.), 1973. — Rapport préliminaire à l'étude des sols de la lande du Cap Fréhel, *Document G.E.L.A., Rennes*: 1-38.
- FORGEARD (F.), GLOAGUEN (J.C.) & TOUFFET (J.), 1973. — La végétation de la lande du Cap Fréhel. I — Les associations végétales. II — Notice explicative des cartes de végétation, *Documents G.E.L.A., Rennes*: 1-32.
- GIBB (J.A.), WARD (G.D.) & WARD (C.P.), 1969. — An experiment in the control of a sparse population of wild rabbits (*Oryctolagus c. cuniculus* L.) in New Zealand, *N.Z. J.L. Sci.*, 7: 367-386.
- HOWARD (W.E.), 1958. — The rabbit problem in New Zealand, *N. Z. Dept. Sci. Ind. Res.*, 16: 1-46.
- HUBER (C.), 1977. — Beitrag zur Populationsdynamik der Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) der St. Peterinsel (Bielersee), *Naturhis. Museum Bern, Jahrbuch*, 1975-77, 6: 195-206.
- LARIVIERE (G.) & VERDOU (J.P.), 1969. — Contribution à l'étude du climat de la Bretagne, *Météorol. Nat. Monographie*, n° 73.
- LONG (G.), 1958. — in CORRE J.J., 1970.
- MYERS (K.), 1958. — in ARTHUR C.P., 1977.
- MYERS (K.) & POOLE (W.E.), 1961. — A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in confined populations. II — The effects of season and population increase on behaviour, *C.S.I.R.O. Wildl. Res.*, 6: 1-41.
- MYERS (K.) & PARKER (B.S.), 1965. — A study of the biology of the wild rabbit in climatically different regions in Eastern Australia. I Patterns of distribution, *C.S.I.R.O. Wildl. Res.*, 10: 1-32.
- MYERS (K.) & PARKER (B.S.), 1975. — A study of the biology of the wild rabbit in climatically different regions in Eastern Australia. VI — Changes in numbers and distribution related to climate and band systems in semi-arid north-western New South-Wales, *Austral. Wildl. Res.*, 2: 11-32.
- MYKYTOWYCZ (R.), 1958. — Social behaviour of an experimental colony of wild rabbits I — Establishment of the colony, *C.S.I.R.O. Wildl. Res.*, 4: 14-26.
- MYKYTOWYCZ (R.), 1974. — Odor in the spacing behaviour of mammals, *C.S.I.R.O. Wildl. Res.*, 17: 327-343.
- MYKYTOWYCZ (R.) & GAMBALE (S.), 1969. — The distribution of Dung-Hills and the behaviour of free-living wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.), *C.S.I.R.O. Wildl. Res.*, 1: 333-349.
- PAGES (M.V.), 1977. — Observations sur l'écologie du lapin de garenne dans les milieux méditerranéens, *D.E.A. Ecologie, Montpellier*: 1-23.
- PARKER (K.W.), 1951-1954. — in CORRE J.J., 1970.
- PARKER (B.S.) & MYERS (K.), 1974. — A study of the wild rabbit in climatically different regions in Eastern Australia. V — The use of aerial surveys to map the distribution of rabbit warrens over large areas of semiarid northwestern New South-Wales, *Aust. Wildl. Res.*, 1: 17-26.
- PARKER (B.S.), HALL (L.S.), MYERS (K.) & FULLAGAR (P.J.), 1976. — The distribution of rabbit warrens at Mitchell, Queensland, in relation to soil and vegetation characteristics, *Austral. Wildl. Res.*, 3: 129-148.
- SOUTHERN (H.N.), 1940. — The ecology and population dynamics of the wild rabbit, *Ann. App. Biol.*, 27: 509-525.
- TAYLOR (R.H.) & WILLIAMS (R.M.), 1956. — The use of pellet counts for estimating the density of populations of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), *N.Z.J. Sci.*, (B), 38: 236-256.
- THOMPSON (H.V.) & WORDEN (A.N.), 1956. — The rabbit, *Ed. Collins, London*: 1-240.

ANNEXE

Liste des descripteurs et variables utilisés au cours de l'analyse factorielle.

DESCRIPTEURS « MILIEUX »

Hauteur de la végétation

- HV0 : Absence de végétation.
 HV1 : Hauteurs 0 à 30 cm.
 HV2 : de 30 à 60 cm.
 HV3 : De 60 à 1 m.
 HV4 : De 1 m à 1,5 m.
 HV5 : Hauteur supérieure à 1,5 m.

Recouvrement du sol par la végétation.

- RE0 : Pas de végétation.
 RE1 : Recouvrement de 0 à 25 %.
 RE2 : De 25 % à 50 %.
 RE3 : De 50 % à 75 %.
 RE4 : De 75 % à 100 %.
 RE5 : 100 %.

Associations végétales présentes.

- ASA : Landes hautes à Ajoncs.
 ASB : Lande sèche rase à Callune.
 ASC : Lande sèche rase sans Callune.
 ASD : Lande mésophile.
 ASE : Lande méso-hygrophile.
 ASF : Lande humide à Molinie.
 ASG : Ptéridaie
 ASH : Saulaie.
 ASR : Route, chemin.

Nature du sol.

- SOB : Sols bruns.
 SOR : Rankers.
 SOP : Pseudogleys.

Topographie.

- TOS : Sommet de crête.
 TOV : Versant.
 TOD : Dépression.

Modification du milieu par l'homme.

- MO0 : Milieu naturel.
 MOX : Milieu remanié.

DESCRIPTEURS « ANIMAL »

Coulées

- CO0 : Absence de coulées.
 CO1 : De 1 à 3 coulées.
 CO2 : De 4 à 6 coulées.
 CO3 : Plus de 6.

Terriers.

- TE0 : Absence de terriers.
 TEN : Terrier non fréquenté.
 TEF : Terrier fréquenté.

Crottes fraîches.

- CF0 : Absence de fèces fraîches.
 CF1 : Moins de 10.
 CF2 : De 10 à 20.
 CF3 : Nombre supérieur à 20.

Crottes vieilles.

- CV0 : Pas de crottes.
 CV1 : Moins de 20.
 CV2 : De 20 à 50.
 CV3 : Nombre supérieur à 50.

Latrines, points de défécation.

- LA0 : Absence de latrines.
 LA1 : De 1 à 3 points de défécation.
 LA2 : De 4 à 6.
 LA3 : De 7 à 9.

Grattis.

- GR0 : Absence de grattis.
 GR1 : Présence de grattis.

ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DU LAPIN DE GARENNE, *ORYCTOLAGUS CUNICULUS* (L.), EN LANDE : RÉSULTATS DE DEUX ANS D'ANALYSES

par J.L. CHAPUIS et J.C. LEFEUVRE

Laboratoire de Zoologie et Ecologie, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex
ERA 798 du CNRS

RÉSUMÉ

Considérant que l'étude des relations trophiques constitue un élément important de l'analyse globale du fonctionnement d'un écosystème, les auteurs de la présente note se sont intéressés au régime alimentaire du lapin sauvage. Celui-ci est décrit dans son évolution annuelle à partir des résultats obtenus par la détermination des fragments d'épidermes végétaux contenus dans les crottes.

La fiabilité de cette méthode est attestée par la reproductibilité des résultats pendant 2 années consécutives.

Animal ubiquiste, opportuniste, susceptible de s'adapter à différents milieux, il semble bien malgré tout que le lapin effectue un choix en fonction de la valeur nutritive de tout ou partie du végétal à un stade phénologique déterminé.

La poursuite de telles recherches constitue un objectif obligatoire pour tous ceux qui s'intéressent aux bilans et flux d'énergie des écosystèmes.

Le lapin de garenne est un hôte habituel des landes bretonnes qui constituent pour lui un abri naturel (CHAPUIS, 1980 b) mais aussi une source de nourriture (CHAPUIS, 1976, 1979). Nous ne pouvions négliger ce lagomorphe dans le cadre des recherches entreprises sur le fonctionnement de l'écosystème lande. On sait, en effet, que lorsque cette espèce est

SUMMARY

Given that the study of food relations is an important part of the overall analysis of ecosystem functioning, the authors have studied the diet of wild rabbits. The diet is described through its yearly cycle on the basis of results obtained from the determination of plant epidermis fragments found in the faeces. The reliability of this method is confirmed by the reproductibility of results over two successive years.

Although ubiquitous and opportunists as well as able to adapt to various habitats, it appears however that rabbits select their food according to the nutritional value of part of or the whole plant, at a given phenological stage.

The continuation of such research should be a major concern for those interested in the study of energy balances and flows in ecosystems.

présente en forte densité, cela peut exercer un impact considérable sur la végétation. TANSLEY (1939) considère d'ailleurs qu'en Angleterre elle constitue, après l'homme et les animaux domestiques, l'élément qui modifie le plus les associations végétales. C'est ce qu'avait également noté BOURLIÈRE (1956) en considérant la « remontée biologique » de nombreux éco-

systèmes européens après la forte chute d'effectifs de lapins lors de l'introduction de la myxomatose, ce phénomène montrant à l'évidence que la présence massive de ce vertébré affecte aussi bien la composition floristique que la biomasse et la production végétales.

Certes les densités de lapins ne sont plus ce qu'elles ont été et dans beaucoup de cas, elles peuvent même paraître faibles actuellement dans les landes. Il est vrai également que le nombre d'individus fluctue considérablement en fonction des mortalités occasionnées par la myxomatose et par une pression de chasse non négligeable. Mais il semble bien, malgré tout, que les populations aient tendance à se reconstituer peu à peu. De toute façon, si l'on raisonne en termes de biomasse, le lapin constitue l'une des composantes les plus importantes du premier niveau trophique, celui des phytophages.

Or, il faut remarquer que jusqu'à présent, en France, son alimentation a été peu étudiée, mis-à-part les travaux du C.T.G.R.E.F. (1) sur les dégâts causés aux cultures et aux plantations, et ceux de ROGERS (1979) en Camargue.

Dans d'autres pays, notamment la Grande-Bretagne, les Pays-Bas, la Tchécoslovaquie, l'étude du régime alimentaire du lapin a été abordée soit globalement dans différents milieux (TANSLEY, 1939; GILLHAM, 1955) soit sur des populations vivant dans les dunes (VAN LEEUWEN, 1956; BHADRESA, 1977), dans des prairies permanentes ou en zones cultivées (THOMPSON, 1953; CHURCH, 1953; MYERS et POOLE, 1963; WILLIAMS *et al.*, 1974; C.T.G.R.E.F., 1977), en bordure de forêt (FARROW, 1955; MOREL, 1956; C.T.G.R.E.F., 1976) et même en lande (FENTON, 1940; FARROW, 1955; MILLER, 1968). Mais la plupart de ces travaux aboutissent à l'élaboration d'une liste des principales espèces végétales consommées en indiquant parfois le degré de consommation de chacune de ces plantes. Peu d'entre eux portent sur la détermination du choix alimentaire qu'effectuent les lapins dans un milieu donné, sujet abordé par GILLHAM (1955), et sur les modifications du couvert

végétal provoquées par ce lagomorphe, mis à part les travaux de FENTON (1940), de FARROW (1955) et de GILLHAM (1955) portant sur les landes anglaises.

L'évolution du régime alimentaire au cours d'un cycle annuel n'a été abordé, à notre connaissance, que par WILLIAMS *et al.* (1974) étudiant des lapins utilisant des prairies permanentes et par BHADRESA (1977) sur des populations de dunes.

Nous avons choisi d'étudier les stratégies alimentaires développées par le lapin dans le temps et dans l'espace hétérogène et zoné que constituent les landes. Dans ce but, il nous fallait déterminer ce qui est effectivement consommé par rapport à ce qui est disponible, à tout moment, en tenant compte, d'une part de la phénologie des différentes plantes et de ce que cette évolution implique sur le plan de l'alimentation, et d'autre part de la répartition des lapins, de leur densité au cours de l'année et des rythmes de consommation journaliers et saisonniers.

Il est bien évident que parler de stratégies alimentaires est un projet ambitieux qui nécessitera encore plusieurs années de recherches, surtout lorsque l'on s'aperçoit qu'il existe de nombreux obstacles méthodologiques à résoudre :

- difficultés de diagnose des espèces végétales consommées, des principales parties du végétal ingérées et des quantités effectivement utilisées;
- difficultés d'évaluation de la répartition spatiale des lapins et de leur impact sur les différentes associations végétales présentes;
- difficultés d'estimation de la densité des lapins et de son évolution dans le temps;
- difficultés d'observation liées au comportement en grande partie nocturne de cet animal.

Dans une première étape, nous avons choisi d'approfondir l'évolution du régime alimentaire au cours d'un cycle annuel sur les landes du Cap Fréhel en utilisant la méthode coprologique pour éviter d'inquiéter, par des prélèvements d'individus, des fluctuations supplémentaires de la population de lapins. Nous avons voulu lever une partie des incertitudes inhérentes à l'emploi de cette méthode en confron-

(1) Centre Technique du Génie Rural des Eaux et des Forêts.

tant les résultats que nous avions déjà obtenus (CHAPUIS, 1979) avec ceux d'une deuxième année. Enfin pour tenter une approche des mécanismes qui sous-tendent le choix du lapin dans la recherche de sa nourriture, nous avons confronté nos résultats avec ceux obtenus par CLÉMENT et TOUFFET (1976) étudiant l'évolution de la minéralomasse des principaux végétaux des landes.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Nous avons développé dans une note précédente (CHAPUIS, 1980 a) la méthode utilisée et, notamment, les principaux renseignements que l'on peut tirer des études coprologiques et plus précisément de l'analyse micrographique des fragments d'épidermes contenus dans les fèces.

La coprologie a été utilisée à plusieurs fins par de nombreux auteurs s'intéressant aux Vertébrés ainsi que le rappelle RICCI (1980) dans une mise au point très complète. Elle permet entre autre de fournir des indices de fréquentation et d'abondance, ainsi que PAGES (1977) et l'un d'entre nous (CHAPUIS, 1980 b) l'ont montré chez le lapin de garenne. Elle peut permettre dans certains cas d'affiner cette analyse en déterminant les sexes. Elle autorise également à formuler un diagnostic sanitaire sur une population de vertébrés sauvages. Mais il faut reconnaître que les fèces ont le plus souvent été utilisées en vue de la détermination du régime alimentaire aussi bien chez les phytophages que chez les carnivores. Cette technique offre, en ce qui concerne les consommateurs primaires, quelques inconvénients mais surtout des avantages par rapport aux autres méthodes d'étude (tableau I).

Dans cette note, nous avons uniquement utilisé l'identification des débris d'épidermes contenus dans les fèces pour tenter de reconstituer le régime alimentaire du lapin de garenne. L'étude des phytolithes mise au point par le laboratoire (CHEROUVRIER *et al.*, 1975) ne s'avérant intéressante que dans le cas des

écosystèmes pauvres à dominante d'espèces graminéennes.

Le principe de la méthode déjà énoncé par BAUMGARTNER et MARTIN en 1939 et DUST en 1949 consiste à comparer les fragments présents dans les crottes à des épidermes de référence provenant des différentes parties ou organes de plantes susceptibles d'être ingérées.

Sur une surface de 20 ares environ, nous avons prélevé, avec une périodicité de 8 jours à 1 mois, suivant les saisons, de décembre 1976 à novembre 1978, 10 crottes fraîches, une à une, sur des tas ou des latrines éloignés les uns des autres. A partir de chacun de ces prélèvements, nous avons déterminé, au microscope photonique ($\times 80$, $\times 390$), 400 fragments d'épidermes répartis sur deux lames-échantillons. Ces différents échantillonnages ont été testés (CHAPUIS, 1980 a) ; il s'avère que les résultats obtenus permettent de déterminer le régime du groupe de lapins fréquentant la station avec une très bonne approximation.

DESCRIPTION DU MILIEU

En Bretagne, le Cap Fréhel (48° 41' de latitude Nord et 2° 19' de longitude Ouest), Réserve Biologique de 400 ha environ, est constitué d'une mosaïque de landes xérophiles, mésophiles et hygrophiles.

Après avoir étudié la distribution spatiale du lapin de garenne sur cette zone d'inculture (CHAPUIS, 1980 b), nous avons choisi une station représentative de l'ensemble de ces landes ; en effet, dans un rayon de 70 m autour des garennes, sont présentes 6 unités de végétation définies par FORGEARD *et al.* (1973). Nous avons relevé le long d'un transect de 190 m traversant les différentes unités de végétation, les espèces végétales rencontrées et pour chacune d'entre elles, nous avons estimé leur abondance-dominance d'après l'échelle de BRAUN-BLANQUET (fig. 1).

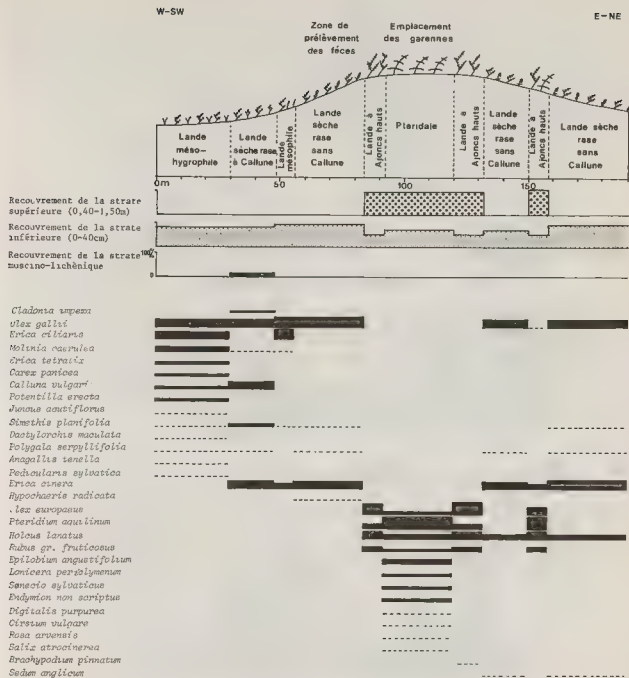
Nous constatons que les papilionacées (*Ulex europaeus* et *U. gallii*) et les éricacées (*Erica cinerea*,

TABLEAU I

Présentation des principaux avantages et inconvénients des différentes méthodes utilisées pour déterminer le régime alimentaire de phytophages sauvages et plus précisément du lapin de garenne.

OBSERVATIONS INDIRECTES

	OBSERVATIONS DIRECTES	Dégâts causés aux végétaux	Pistage sur neige	Enclos de protection	Etude du contenu stomacal	Etude coprologique	Présence de fèces	Expériences en captivité
					Méthode micrographique des épidermes			
Avantage	● Matériel réduit. ● Information sur le comportement alimentaire. ● Résultats qualitatifs.	● Matériel réduit. ● Etude renouvelable. ● Résultats qualitatifs.	● Matériel réduit. ● Permet de suivre un individu. ● Informations sur le comportement alimentaire. ● Résultats qualitatifs.	● Impact de l'espèce étudiée sur le milieu ● Résultats qualitatifs et approches quantitatives.	● Digestion incomplète des végétaux, donc épidermes peu cutinisés reconnaissables. ● Connaissance des caractéristiques de l'individu (âge, sexe, poids). ● Résultats qualitatifs et approches quantitatives.	● Récolte aisée des fèces ● Pas de perturbation. ● Utilisable sur une petite population. ● Etude dans le temps. ● Résultats qualitatifs et approches quantitatives.	● Matériel réduit ● Comparaison entre des zones différentes ● Rapidité de l'étude ● Etude dans le temps.	● Résultats qualitatifs (choix alimentaire) et quantitatifs ● Indispensable pour continuer les hypothèses faites sur le terrain.
Inconvénients.	● Nécessite un milieu ouvert ● Approche des individus → perturbations possibles. ● Détermination à distance des végétaux consommés. ● Possible seulement de jour. ● Aspects qualitatifs seulement, pas de quantification possible.	● Part imputée à l'espèce étudiée ? ● Petites espèces végétales négligées ou sous-estimées. ● Nécessite une densité en individus relativement forte. ● Peu de renseignements quantitatifs.	● Nécessite une couverture neigeuse suffisante, donc résultats limités dans le temps ● Peu de renseignements quantitatifs.	● Ne permet pas de différencier les effets du piétinement et de la consommation. ● Nécessite un milieu homogène. ● Nécessite une densité, forte.	● Nécessite la mort de l'animal. ● Méthode lourde. ● Problème d'échantillonnage. ● Nécessite un grand nombre d'individus pour faire une étude à long terme.	● Méthode lourde. ● Problèmes d'échantillonnage. ● Absence des épidermes fins. ● Absence de données sur l'individu.	● Résultats incertains car possibilité de fréquentation d'une zone sans qu'il y ait nourrissage. ● Hypothèse qualitative seulement.	● Conditions expérimentales différentes des conditions naturelles ● Espèces sauvages souvent difficiles à élever en captivité



Nomenclature issue de OZENDA et CLAUZADE (1970) pour les Lichens
et de Des ABBAYES et al (1971) pour les plantes vasculaires.

FIG. 1. — Transect de végétation caractérisant la composition floristique de la station d'étude, Fréhel (août, 1978).

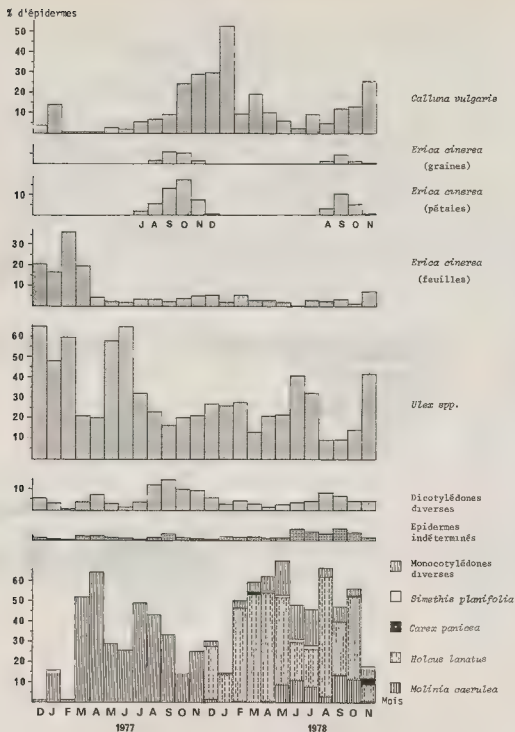


FIG. 2. — Evolution temporelle (de décembre 1976 à novembre 1978) du contenu en épidermes des fèces de Lapins de garenne fréquentant la station.

E. ciliaris, *E. tetralix* et *Calluna vulgaris*) sont dominantes sur notre station, sauf sur l'emplacement des garennes où *Pteridium aquilinum* est la principale plante présente. Pour les graminées, deux espèces sont localement abondantes : *Molinia caerulea* en lande méso-hygrophile et *Holcus lanatus* en lande xérophile haute.

RÉSULTATS

Les résultats (fig. 2) sont exprimés en pourcentages d'épidermes des principales espèces consommées. Lorsque plusieurs prélèvements ont été effectués au cours d'un même mois, pour chaque espèce, les pourcentages ont été calculés à partir de l'ensemble des épidermes examinés (400 par prélèvement).

Lors de nos déterminations et plus particulièrement au cours de la seconde année, nous avons discriminé les espèces ingérées préférentiellement : *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea*, *Ulex europaeus*, *Ulex gallii*, *Simethis planifolia*, *Carex panicea*, *Holcus lanatus*, *Molinia caerulea*. Dans la catégorie des « Monocotylédones diverses » figurent les épidermes non caractéristiques d'une espèce, notamment les inflorescences de graminées, et ceux appartenant à des plantes rarement consommées (*Brachypodium pinnatum*). Dans celles des « Dicotylédones diverses » nous avons regroupé les fragments caractéristiques de cette classe appartenant à des plantes dont les épidermes n'avaient pas été pris en compte dans le catalogue de référence, ainsi que quelques débris d'espèces dont l'ingestion peut être qualifiée d'accidentelle à Fréhel (*Erica tetralix*, *Rubus* du groupe *fruticosus*). Enfin, nous avons regroupé dans la catégorie des « Épidermes indéterminés » les fragments non caractéristiques ne permettant pas de se prononcer sur leur identification, même à l'échelon de la classe (monocotylédones et dicotylédones).

L'examen de l'ensemble des résultats montre que sur les 30 espèces végétales disponibles, seulement 8 d'entre elles composent l'essentiel du régime alimentaire du lapin. Tout ou partie de ces espèces sont

ingérées toute l'année en plus ou moins grande proportion, tels *Ulex europaeus*, *U. gallii*, *Holcus lanatus*, *Erica cinerea* et *Calluna vulgaris*, alors que d'autres ne sont consommées que périodiquement. C'est le cas de la liliacée *Simethis planifolia*, de *Carex panicea*, de *Molinia caerulea*, des fleurs d'*Erica cinerea*. Parmi ces espèces nous pouvons considérer qu'*Ulex europaeus*, *U. gallii*, *Holcus lanatus*, *Calluna vulgaris* et *Erica cinerea* constituent la base de l'alimentation du lapin dans la lande étudiée, les autres ne jouant apparemment sur le plan quantitatif qu'un rôle secondaire (tabl. 2, fig. 2).

DISCUSSION

La comparaison de nos résultats avec ceux obtenus par d'autres auteurs ayant travaillé dans un type d'habitat semblable permet de constater tout d'abord que certaines espèces décrites comme étant délaissées par le lapin sont consommées sur notre station. C'est le cas d'*Holcus lanatus* considérée comme « peu agréable » pour le lapin par FENTON (1940), GILLHAM (1955) et WILLIAMS *et al.* (1974). C'est également le cas de *Molinia caerulea*, plante peu appréciée pour le lapin d'après GILLHAM (1955) et MOREL (1956) ainsi qu'*Erica cinerea* que TANSLEY (1939) et THOMAS (1960) avaient classée dans les plantes évitées par le lagomorphe étudié. On peut noter également que des épidermes de *Pteridium aquilinum*, ptéridophyte considérée par WATSON *et al.* (1965, in Garner's veterinary toxicology, 1967) comme étant toxique, sont présents dans les fèces. La comparaison entre la liste des plantes présentes et celle des plantes consommées permet de dire que le lapin effectue toutefois un choix lors de la prise de nourriture. Ce choix est plus ou moins restreint en fonction de l'époque de l'année, une partie des plantes annuelles disparaissant totalement pendant la saison hivernale.

Certaines plantes peu abondantes comme la liliacée *Simethis planifolia* sont recherchées et consommées dès l'apparition des jeunes pousses en avril.

TABLEAU II

Importance relative, en pourcentage, des fragments d'épiderme caractéristiques de différentes espèces de plantes de la Lande trouvées dans les fèces d'un groupe de Lapins, au cours de deux années consécutives (décembre 1976 à novembre 1978).

	Déc n = 1	Janv n = 1	Fév n = 1	Mars n = 3	Avril n = 4	Mai n = 3	Jun n = 3	Juil n = 3	Août n = 3	Sept n = 2	Oct. n = 3	Nov n = 2	Déc n = 1	Janv n = 2	Fév n = 2	Mars n = 2	Avril n = 2	Mai n = 2	Jun n = 2	Juil n = 2	Août n = 2	Sept n = 2	Oct. n = 2	Nov n = 1
Monocotylédones																								
diverses	12	15.8	1.6	52.1	64.3	31.1	27.9	51.7	44.4	33.2	16.2	25.5	2.9	0.9	3.8	5.7	7.0	17.0	17.1	18.0	4.4	7.2	3.7	6.0
<i>Holcus lanatus</i>													26.4	13.3	46.2	52.8	54.1	39.3	18.1	18.7	58.9	27.2	44.1	8.4
<i>Molinia caerulea</i>													1.3		0.6		0.7	8.7	10.9	7.7	3.1	13.1	11.6	0.7
<i>Stomachis plantaginifolia</i>																1.2	0.5	1.1	1.4	1.7			0.2	2.8
<i>Carex panicea</i>																								
Eric. spp.	65.3	48.5	59.8	21.3	20.5	58.2	65.3	32.6	23.5	16.8	20.6	21.5	27.1	26.4	28.0	13.4	21.6	22.1	40.0	32.5	9.7	0.7	14.5	42.1
<i>Erica cinerea</i>																								
• feuilles	20.8	17.0	36.7	19.8	4.5	2.5	2.0	3.8	3.7	3.3	3.9	5.0	5.7	2.1	5.5	2.9	2.9	2.0	0.3	3.0	2.4	3.7	1.7	7.5
• pétales								2.0	5.6	13.8	17.2	7.5	0.3								3.1	10.3	5.0	0.2
• graines								1.8	6.0	5.5	1.5	0.1			0.1						1.3	4.2	1.1	0.2
<i>Calluna vulgaris</i>																								
	4.0	14.2	0.5	0.7	0.8	2.8	2.2	5.4	7.0	9.2	24.2	28.5	29.5	52.3	9.6	19.1	10.3	5.9	2.4	4.6	4.9	12.0	13.0	25.7
Dicotylédones																								
diverses	6.9	3.7	0.6	3.9	7.8	3.2	1.7	3.9	12.8	14.9	10.7	10.0	6.0	3.0	4.5	3.3	1.4	2.8	3.7	4.7	8.7	6.9	4.6	4.7
Lépidermes																								
indéterminés	1.7	0.8	0.6	2.3	2.5	1.8	1.2	0.5	1.5	3.1	1.6	1.0	0.7	1.9	1.8	1.9	1.4	1.5	5.5	4.3	3.5	6.1	3.8	1.6

n = nombre de prélèvements

Pour d'autres, l'ingestion dépend de l'abondance. C'est particulièrement net pour *Calluna vulgaris* qui, à la suite de la sécheresse de l'été 1976 n'était présente (sous une forme consommable) que très localement au cours de l'hiver 1976-1977, alors que durant l'hiver 1977-1978, les lapins disposaient en abondance de jeunes pousses apparues au printemps.

Parmi les espèces consommées toute l'année, il faut remarquer que mis-à-part *Holcus lanatus*, graminée régulièrement ingérée, les plantes qui constituent la base de l'alimentation du lapin sont plus consommées à certaines périodes qu'à d'autres, la signification des pics de consommation n'étant pas la même. Chez les ajoncs par exemple, la consommation estivale est en rapport avec la présence de jeunes pousses alors que l'ingestion importante de ces légumineuses pendant l'hiver est plutôt à mettre sur le compte du nombre d'espèces végétales disponibles.

Il est également important de noter que la recherche alimentaire peut conduire à des choix très précis

d'organes végétaux considérés comme ayant une haute valeur énergétique. C'est le cas des parties terminales des plantes en croissance, mais c'est aussi le cas des inflorescences de graminées consommées de juin à août ou des fleurs d'*Erica cinerea* recherchées en fin de floraison.

Ces résultats nous conduisent à ne pas retenir l'hypothèse de GILLHAM (1955) qui avait cru remarquer que les espèces délaissées sont généralement les plantes contenant un grand pourcentage de tissus ligneux (cas des ajoncs et des éricacées), ou ayant une certaine rugosité, des épines (cas de *Rubus fruticosus*), des poils (cas d'*Holcus lanatus*), des feuilles urticantes ainsi que celles considérées comme toxiques (cas de *Peridium aquilinum*).

Nos conclusions tendraient plutôt à renforcer l'hypothèse de MYERS et POOLE (1963) pour qui toute espèce végétale à l'exclusion des plantes aromatiques et toxiques (la notion de toxicité étant à nuancer en fonction de ce que nous avons remarqué chez *Pteri-*

dium aquilinum) sont potentiellement consommables par le lapin à certains stades de leur développement ou à certaines saisons.

L'ingestion plus ou moins importante d'une plante dépendra non seulement de son stade phénologique mais aussi de son abondance relative et, ainsi que le laissent supposer des observations préliminaires, de certaines conditions météorologiques (un air saturé d'eau permettant semble-t-il l'ingestion de végétaux ligneux à un moment de l'année où ils sont souvent délaissés). Mais la recherche d'organes floraux, de jeunes pousses, de bourgeons terminaux nous incite à penser que la notion de consommation préférentielle à un stade de développement du végétal est peut-être aussi à mettre en parallèle avec celle de valeur nutritive. Afin d'envisager la validité d'une telle hypothèse nous avons confronté nos résultats avec les travaux de CLÉMENT et TOUFFET (1976) qui ont étudié au cours de l'année l'évolution de la

qualité nutritive des plantes de landes dans les Monts d'Arrée dont la végétation est proche de celle de notre station.

Ces auteurs classent les différentes espèces consommables par les phytophages (en l'occurrence des moutons de race rustique, LEFÈVRE *et al.*, 1980) en 4 groupes définis à partir de la teneur en azote total et des teneurs en éléments biogènes dominants (tabl. 3).

L'analyse de ce travail nous amène à conclure qu'en lande, si les lapins veulent bénéficier au mieux des potentialités trophiques du milieu, ils doivent adapter leur régime alimentaire au cours de l'année en passant d'une alimentation à dominante graminéenne pendant la belle saison à un régime à base de plantes ligneuses au cours de la période hivernale.

Sur notre station, la succession dans la consommation des espèces au cours de chacun des deux cycles annuels et la recherche des parties de plantes

TABLEAU III

Classification des végétaux des landes des Monts d'Arrée en fonction de leur valeur alimentaire (D'après CLÉMENT et TOUFFET, 1976).

Valeur alimentaire	Critères biochimiques	Espèces - Nature et âge
Bonne	N total > 4 % K > 2 % Mg > 0.25 % P > 0.25 %	<i>Ulex europaeus</i> - repousses sur vieux pieds <i>Holcus mollis</i> - jeunes pousses (fin mars)
Moyenne	4 % > N > 2 % K > 1.5 % Mg > 0.20 % P > 0.10 %	<i>Ulex europaeus</i> - parties vertes <i>Ulex gallii</i> - parties vertes Graminées : <i>Holcus mollis</i> <i>Agrostis setacea</i> - jeunes pousses <i>Molinia caerulea</i> <i>Vaccinium myrtillus</i> - feuilles <i>Pteridium aquilinum</i> - plantes vertes
Faible	2 % > N > 1 % K > 1 % Mg > 0.15 % P > 0.05 %	Ericacées : <i>Erica ciliaris</i> <i>Erica cinerea</i> - pousses vertes <i>Calluna vulgaris</i> (toute l'année) <i>Vaccinium myrtillus</i> - rameaux verts Graminées - feuilles âgées Cypéracées - toutes les feuilles
Très faible	N < 1 % K < 1 % Mg < 0.15 % P < 0.05 %	Ericacées - pousses vertes de plus d'un an Graminées - feuilles sèches Légumineuses - toutes les parties autres que les pousses vertes annuelles

les plus riches confirment qu'il en est bien ainsi.

Tout semble indiquer qu'il existe donc une excellente adéquation entre le choix des espèces ingérées et leur valeur alimentaire.

Cette hypothèse, avancée par de nombreux auteurs parmi lesquels TURCEK (1959), MYERS et POOLE (1963), MILLER (1968) et tout dernièrement par ROGERS (1979) n'a pas été démontrée d'une manière satisfaisante jusqu'à présent et ce d'autant plus que nous ignorons totalement les mécanismes qui permettent à l'animal d'apprécier la valeur nutritive des plantes.

CONCLUSION

Aucune des méthodes utilisées (observation directe, abroustissement, fistules, coprologie) pour analyser le régime alimentaire de vertébrés phytophages n'est pleinement satisfaisante lorsqu'il s'agit d'étudier des animaux sauvages ou domestiques vivant en liberté dans des formations végétales hétérogènes. L'étude des fragments d'épidermes contenus dans les fèces présente l'avantage de fournir une image assez complète de la consommation des vertébrés même s'ils vivent dans des formations végétales denses ou s'ils présentent une activité trophique nocturne. La reproductibilité des résultats obtenus au cours de deux années d'études consécutives sur un groupe de lapins de garenne vivant en lande confirme qu'il s'agit d'une méthode fiable permettant d'obtenir le maximum d'informations sur le régime alimentaire d'une population, sans la perturber sur le plan démographique. Nous tentons actuellement de conforter cette méthode par d'autres telle que celle des enclos de protection pour nous faire une juste idée des quelques végétaux ingérés qui ne peuvent être détectés lors de l'étude des fèces et pour tenter de quantifier l'impact du lapin sur la végétation (composition floristique, production végétale).

Les résultats obtenus au cours de ces deux années d'études, confrontés avec ceux des botanistes travaillant sur la valeur nutritive des principales plantes consommées, ouvrent une nouvelle voie de recherche

que nous comptons développer sur ce matériel ainsi que sur d'autres, en collaboration avec les autres chercheurs du laboratoire travaillant aussi bien sur les Orthoptères (matériel plus facile à manipuler que le lapin), que sur les moutons de race rustique élevés en zone d'inculture (matériel plus facile à observer et à fistuler).

BIBLIOGRAPHIE

- ABBAYES (H. des), CLAUSTRES (G.), CORILLON (R.), et DUPONT (P.), 1971. — Flore et végétation du Massif Armoricaïn, sous la direction de H. des Abbayes. T. I : Flore vasculaire, 1 vol., Presses Universitaires de Bretagne, LXXV + 1227 P.
- BAUMGARTNER (L.L.) and MARTIN (A.C.), 1939. — Plant histology as an aid in squirrel food habit studies, *J. Wildl. Manage.*, 3 : 266-268.
- BHADRESA (R.), 1977. — Food preference of rabbits, *Oryctolagus cuniculus* L., at Holkam sand dunes, Norfolk, *J. Appl. Ecol.*, 14 : 287-291.
- BOURLIERE (F.), 1956. — Conséquences biologiques dues à la présence de la myxomatose, *Terre et Vie*, 3-4 : 123-151.
- CHAPUIS (J.L.), 1976. — Contribution à l'étude du Lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.) 1758 et plus particulièrement de son régime alimentaire. D.E.A. d'Eco-Ethologie, Rennes : 1-46.
- CHAPUIS (J.L.), 1979. — Le régime alimentaire du Lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.) 1758, dans deux habitats contrastés : une lande bretonne et un domaine de l'île de France. Thèse troisième cycle, Rennes, 1-210.
- CHAPUIS (J.L.), 1980a. — Méthodes d'étude du régime alimentaire du Lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.), par l'analyse micrographique des fèces. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 34 : 159-197.
- CHAPUIS (J.L.), 1980b. — Analyse de la distribution spatiale du Lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.), sur une lande bretonne. Colloque franco-anglais sur l'écosystème lande, Université de Rennes, Bull. Soc. Ecol., 3, à paraître.
- CHEROUVRIER (A.), GUEGUEN (A.) et LEFEUVRE (J.C.), 1975. — Essai de détermination du régime alimentaire d'animaux herbivores à l'aide des phytolithes siliceux des Graminées et des Cyperacées. I — Description après étude en microscopie électronique à balayage des principaux types de phytolithes rencontrés, *C.R. Acad. Sc., Paris*, 281 : 839-842.

- CHURCH (B.M.), 1953. — Surveys of rabbit damage to wheat in England and Wales, *Plant Pathology*, **2**: 107-112.
- CLEMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1976. — Impact de l'élevage sur la végétation des Landes des Monts d'Arrée. *Document du Groupe d'Etude des Landes Armoricaïnes*, Rennes, 1-39.
- C.T.G.R.E.F., 1976. — Observations sur les préférences alimentaires du lapin de garenne et les dégâts causés aux plantations forestières, *R.F.F.*, **28**: 177-184.
- C.T.G.R.E.F., 1977. — Influence de l'abrutissement par le lapin de garenne d'une culture de blé d'hiver, *R.F.F.*, **29**: 289-296.
- DUSI (J.L.), 1949. — Methods for the determination of food habits by plant microtechniques and histology and their application to cottontail rabbit food habits, *J. Wildl. Manage.*, **13**: 292-298.
- FARROW (E.P.), 1955. — On the ecology of the vegetation of Breckland. III — General effects of rabbits on the vegetation, *J. Ecol.*, **43**: 1-18.
- FENTON (E.W.), 1940. — The influence of rabbits on the vegetation of certain hill-grazing districts of Scotland, *J. Ecol.*, **28**: 438-449.
- FORGEARD (F.), GLOAGUEN (J.C.) et TOUFFET (J.), 1973. — La végétation de la lande du Cap Fréhel. I — Les associations végétales. II — Notice explicative des cartes de végétation. *Document du Groupe d'Etude des Landes Armoricaïnes*, Rennes, 1-32.
- GILLHAM (M.E.), 1955. — Ecology of the Pembrokeshire Islands. III — The effect of the grazing on the vegetation, *Ecology*, **43**: 172-206.
- LEFEUVRE (J.C.), RODDE (C.), CLEMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1980. — Possibilités d'élevage de moutons de races rustiques dans les landes des Monts d'Arrée. Colloque franco-anglais sur l'écosystème lande, Université de Rennes, *Bull. Soc. Ecol.*, t. 11.
- MILLER (G.R.), 1968. — Evidence for selective feeding on fertilized plots by red grouse, hares and rabbits, *J. Wildl. Manage.*, **32**: 846-853.
- MOREL (A.), 1956. — Influence de l'épidémie de myxomatose sur la flore française, *Terre et Vie*, **3-4**: 226-238.
- MYERS (K.) and POOLE (W.E.), 1963. — A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in confined populations. IV — The effect of rabbit grazing on sown pastures, *J. Ecol.*, **51**: 435-451.
- OZENDA (P.) et CLAUZADE (G.), 1970. — Les Lichens. Biologie et flore illustrée. *Ed. Masson & Cie, Paris*: 1-801.
- PAGES (M.V.), 1977. — Observations sur l'écologie du Lapin de garenne dans les milieux méditerranéens, *D.E.A. Ecologie, Montpellier*: 1-23.
- RICCI (J.C.), 1979. — Recherche d'une méthodologie coprologique appliquée à l'étude du régime alimentaire de *Perdrix perdrix* (L.), *D.A.A. d'Ecologie Appliquée et Environnement, Grignon*, 1-56.
- ROGERS (P.M.), 1979. — Ecology of the european wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in the Camargue, Southern France, *Ph. D. Thesis, University of Guelph*: 1-180.
- TANSLEY (A.G.), 1939. — The British Islands and their vegetation. *University Press, Cambridge*, 4^e ed., 1965, 1-930.
- THOMAS (A.S.), 1960. — Changes in vegetation since the advent of myxomatosis, *J. Ecol.*, **48**: 287-306.
- THOMPSON (H.V.), 1953. — The grazing behaviour of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), *British Journal Animal Behaviour*, **1**: 16-19.
- TURCEK (F.B.S.), 1959. — Beitrag zur Kenntnis der Frasspflanzen des Wildkannichens, *Oryctolagus cuniculus* (Linné 1758) in freier Wildbahn. *Saugetierkundliche Mitteilungen*, **7**: 151-152.
- VAN LEEUWEN (C.C.), 1956. — The after-effects on the flora and vegetation of myxomatosis in the Netherlands, *Terre et Vie*, **3-4**: 243-247.
- WATSON (W.A.), BARLOW (R.M.) and BARNETT (K.C.), 1965. — in Garner's veterinary toxicology (1967). *Ed. Bailiere, Tindall et Cassel, London*, 1-345.
- WILLIAMS (O.B.), WELLS (T.C.E.) and WELLS (D.A.), 1974. — Grazing management of Woodwalton Fen: seasonal changes in the diet of cattle and rabbits, *J. Appl. Ecol.*, **11**: 499-516.

FACTORS AFFECTING THE DISTRIBUTION OF ENCHYTRAEIDAE (OLIGOCHAETA) IN ASSOCIATIONS AT PEAT AND MINERAL SITES IN NORTHERN ENGLAND

by V. STANDEN

Zoology Department, Durham University, Durham, England DH1 3LE

INTRODUCTION

Enchytraeidae are small oligochaetes which occur in large numbers in certain types of soil. Some species are particularly abundant amongst organic debris such as decaying seaweed and others in soil with a high organic content such as peat under various types of moorland and raw humus under coniferous woodland.

Comprehensive accounts of enchytraeid communities are given by ABRAHAMSEN (1972) and O'CONNOR (1957) for coniferous woodland and by SPRINGETT (1967) and SOLHOY (1975) for moorland and grassland sites. NURMINEN (1967) and HEALY (1975) recorded the species composition of a wide range of sites, both limnic and terrestrial including mull and mor humus types and bogs.

The present study describes the distribution of species in soil of different types of moorland in the northern Pennines of England and attempts to relate this to physical characteristics of the sites. The sites were chosen in conjunction with an extensive survey of the invertebrates of moorlands carried out on behalf of the Nature Conservancy Council by Coulson and Butterfield, Durham University and they included upland mineral soil and upland and lowland bog. The distribution of earthworms trapped and collected at the sites has been described by Standen (1979).

METHODS

1. SAMPLING METHOD.

Five soil cores $1/1000\text{ m}^{-2} \times 8\text{ cm}$ deep were removed with a cylindrical steel borer. The soil cores were extracted in modified Baermann funnels (O'CONNOR, 1955) and the animals identified using the systematic key of NIELSON and CHRISTENSEN (1959). Each site was sampled at least twice at different seasons in 1977 and 1978.

2. DESCRIPTION OF SITES.

37 sites were covered by peat soil which varied in depth from 6-150 cm. Some of these had developed over sandstone or grit and some over limestone. The vegetation was either 1) well developed 'raised' bog. These sites were wet with abundant cover of *Sphagnum* spp and with low growing *Calluna vulgaris* L. 2) Blanket bog with *Calluna vulgaris* and *Eriophorum vaginatum* codominant. 3) Drier sites, generally with shallow peat and dominated by *C. vulgaris*. 4) Intermediate types similar to blanket bog but with *Juncus* and *Eriophorum* sp dominant.

The mineral sites supported herb rich grassland dominated by species of *Agrostis* and *Festuca*. In

TABLE I
Characteristics of the sample sites

	Grid Ref.	Altitude (m)	Rainfall (cm)	Peat Depth (cm)	Soil pH	Loss on ignition %	Vegetation type	Dominant plant	Site wet	Sphagnum present
4										
1 Bear Park	NZ 252442	91	67	50	3.8	85	Dr.	E	+	+
2 North Plantation	NZ 083455	274	84	8	3.7	49	Dr.	C.V.	-	-
3 Wakerley A	NZ 016447	411	95	7	4.0	30	Dr.	C.V.	-	-
4 Wakerley B	NZ 014446	411	95	150	3.5	93	Bl	C.V.	+	+
5 Kilhope	NY 800432	627	148	6	4.2	43	Bl.	E	+	+
6 Langdon Common	NY 863349	615	151	100	3.7	93	Bl.	C.V.	+	+
7 Grass Common A	NY 827357	674	170	0	5.5	19	L	A/F	-	-
8 Grass Common B	NY 825357	674	170	100	3.6	90	Bl.	C.V.	+	+
8a Grass Common BX	NY 825357	674	170	100	3.6	90	Bl.	C.V.	+	+
9 Moor House A	NY 755332	533	205	0	5.7	17	AL	A/F	+	-
10 Moor House B	NY 756328	561	205	0	5.3	29	L	A/F	-	-
11 Moor House C	NY 764332	549	205	100	4.0	95	Bl.	J	+	-
12 Moor House D	NY 765333	551	205	100	3.9	91	Bl.	C.V.	+	+
12a Moor House DX	NY 765333	551	205	100	3.9	91	Bl.	C.V.	+	+
13 Dun Fell 430 m	NY 697295	427	140	6	4.2	81	AL	A/F	+	-
14 Dun Fell 520 m	NY 702298	518	150	30	4.0	90	Bl.	J	+	-
15 Dun Fell 580 m	NY 708302	579	165	55	3.9	86	Bl.	J	+	-
16 Dun Fell 630 m	NY 713307	625	170	0	5.8	25	AL	A/F	+	-
17 Dun Fell 820 m	NY 711319	823	190	12	3.9	53	Bl.	E	+	+
18 Cow Green A	NY 814302	500	175	100	3.8	94	Bl.	C.V.	+	+
19 Cow Green B	NY 814303	500	175	0	6.1	31	L	S	-	-
20 Tail Brig A	NY 810042	518	150	0	6.6	30	L	S	-	-
20a Tail Brig AX	NY 810042	518	150	0	6.6	30	L	S	-	-
21 Tail Brig B	NY 811043	518	150	150	3.7	90	Bl.	E	+	+
22 Sunbigin A	NY 687090	335	142	0	6.1	11	L	S	-	-
23 Sunbigin B	NY 680083	335	142	10	3.9	74	Dr.	C.V.	-	-
24 Scar Close A	SD 755779	336	170	34	3.7	94	Bl	C.V.	+	+
25 Scar Close B	SD 754780	336	170	0	4.3	30	L	S	-	-
26 Newby Head Moss	SD 795836	427	195	50	3.6	95	Bl.	J	+	+
27 Burns Beck Moss A	SD 595880	168	160	100	3.8	94	R.B.	C.V./E	+	+
27a Burns Beck Moss B	SD 595880	168	160	100	3.8	94	R.B.	C.V./E	+	+
28 Meathop Moss	SD 445818	11	115	100	3.7	96	R.B.	C.V./E	+	+
29 Deer Dyke Moss	SD 343823	15	130	100	3.7	94	R.B.	C.V.	+	+
30 Golden Grove	SE 044945	457	110	25	3.6	92	Bl.	C.V.	+	+
31 Apedale A	SE 022943	388	118	0	7.0	22	AL	A/F	-	-
32 Apedale B	SE 023944	388	118	6	3.7	59	Dr.	C.V.	-	-
33 Rowantree Scar A	SE 032932	411	105	6	3.8	92	Dr.	J	-	-
34 Rowantree Scar B	SE 032932	411	105	6	3.8	92	Dr.	C.V.	-	-
35 Beldon Bottom	SD 967940	488	81	100	3.6	91	Bl.	C.V.	+	-
36 Tranmire	NZ 762117	229	91	10	3.8	34	Dr.	C.V.	-	-
37 Kildale	NZ 620111	274	88	8	3.8	44	Dr.	C.V.	-	-
38 Murk Mire	NZ 797025	240	78	100	4.2	78	Dr.	C.V.	+	+
39 Yarlsey	NZ 750007	328	102	13	3.7	38	Dr.	C.V.	-	-
40 Job Cross	NZ 692110	259	91	7	3.7	80	R.B.	C.V.	-	-
41 Fenbog Reserve	SE 852974	198	88	100	3.8	94	R.B.	C.V.	+	+
41a Fenbog Enclosed	SE 852974	198	88	100	3.8	94	Bl.	C.V./E	+	-
42 Botton Cross	NZ 701017	427	90	100	3.6	95	Bl.	C.V.	-	-

Names of mineral sites underlined.

Key: Vegetation type. L = limestone grassland, AL = alluvial grassland, Bl = blanket bog, Dr = dry peat, R.B. = raised bog
Dominant plant. A/F = *Agrostis/Festuca*, S = *Sesleria caerulea*, E = *Eriophorum* spp, C.V. = *Calluna vulgaris*, J = *Juncus squarrosus*.



FIG. 1. — The study sites described in Table 1.

some cases *Sesleria caerulea* was an important component. The characteristics of the sites are summarised in Table 1 and their location is shown in Fig. 1 and a detailed description is given by COULSON and BUTTERFIELD (pers. comm.).

RESULTS

31 species of Enchytraeidae were identified. A list of species and authorities is given in Table 2. One species *Cognettia sphagnetorum* was dominant at all peat sites and at several of the mineral sites. This species reproduced by fragmentation and shows considerable polymorphism. Studies are in progress to describe the various types further.

Mineral sites supported a greater diversity of species than the peat sites, but generally a greater number of individuals and biomass were found in peat. The number of each species is given in Table 3 and is the average of samples taken over two years at different seasons. The number of peat and mineral sites at which each species occurs is given in Table 2. All species of *Fridericia* were confined to mineral soil. Some species of *Cernosvitoviella*, *Mesenchytraeus* and *Marionina* were found only at peat sites. A few species occurred at both types of site e.g. *C. cognettii*.

SPECIES ASSOCIATIONS.

Cluster analysis of SORESENSEN's similarity index (1948) was used to identify those species which commonly occur together. Each species was scored as

TABLE 2

Factors significantly correlated by multiple regression with the distribution of species grouped by cluster analysis

		Mineral sites	Peat sites	Significant variables	Final R ²
Group I					
<i>Fridericia magna</i> (Friend)	FMAG	2	0	L.G : $\bar{S}$	.37
<i>Fridericia striata</i> (Levinson)	FSTR	1	0	S : L.G	.57
<i>Mesenchytraeus glandulosus</i> (Levinson)	MGLA	1	1	J.S	.32
<i>Mesenchytraeus armatus</i> (Levinson)	MARM	3	0	A/F	.53
Group II					
<i>Fridericia galba</i> (Hoffmeister)	FGAL	8	0	L.G : pH : A/F	.88
<i>Fridericia bisetosa</i> (Levinson)	FBIS	7	0	S : pH	.81
<i>Enchytraeus buchholzi</i> (Vejdovsky)	EBUC	6	2	L.G : $\bar{S}$ J.S	.57
<i>Fridericia perrieri</i> (Vejdovsky)	FPER	5	0	S : L.G	.83
<i>Cognettia glandulosa</i> (Michaelsen)	CGLA	9	1	S : AF : pH	.71
<i>Henlea perpusilla</i> (Friend)	HPER	5	1	$\bar{S}$: L.G	.70
<i>Fridericia paroniana</i> (Issel)	EPAR	4	1	S : L.G.	.56
<i>Buchholzia appendiculata</i> (Buchholz)	BAPP	3	0	L.G. : $\bar{S}$	.39
<i>Henlea nasuta</i> (Eisen)	HNAS	4	0	Al : pH	.48
<i>Marionina riparia</i> (Bretschet)	MRIP	1	0	S : A/F : pH	.65
<i>Achaeta bohemica</i> (Vejdovsky)	ABOH	3	3	Wet	.48
Group III					
<i>Marionina similima</i> N and C	MSIM	1	0		N.S
<i>Fridericia maculata</i> (Issel)	FMAC	1	0	S : L.G	.38
Group IV					
<i>Fridericia bulbosa</i> (Rosa)	FBUL	2	0	$\bar{S}$: L.G	.38
<i>Fridericia bulboides</i> N and C	FBUS	1	0	$\bar{S}$: L.G	.38
<i>Marionina argentea</i> (Michaelsen)	MARG	2		S	.25
Group V					
<i>Cognettia sphagnetorum</i> (Vejdovsky)	CSPH	8	37	Sphag : W.L	.48
<i>Marionina clavata</i> N and C	MCLA	3	28	Dr	.29
<i>Mesenchytraeus sanguineus</i> N and C	MSAN	0	16	R.B. : Wet	.70
<i>Cernostyviella briganta</i> (Springett)	CBRI	0	12	Rain	N.S
<i>Marionina filiformis</i> N and C	MFIL	0	8	W.L	.51
<i>Cernostyviella atrata</i> (Bretschet)	CATR	0	12	Wet	N.S
Group VI					
<i>Cognettia cognettii</i> (Issel)	CCOG	6	2	Rain : Sphag	.35
<i>Achaeta affinis</i> N and C	AAFF	3	10	J.S : A/F	.80
<i>Achaeta eiseni</i> (Vejdovsky)	AEIS	2	8	J.S	.46
<i>Achaeta</i> sp.	ACHA	3	5	E : Alt	.81
No Group					
<i>Mesenchytraeus flavus</i> (Levinson)	MFLA	2	0	Rain	.42
<i>Mesenchytraeus pellicus</i> (Levinson)	MPEL	0	1	E	N.S

Key. Vegetation type. L. = limestone grassland, Al = alluvial grassland; Bl = blanket bog; Dr = dry peat; R.B. = raised bog. Dominant plant. A/F. = *Agrostis/Festuca*, S = *Sesleria caerulea*, E. = *Ernophorum* spp., C.V. = *Calluna vulgaris*, J.S. = *Juncus squarrosus*. Sphag. = *Sphagnum* abundant. W.L. = weight loss on ignition. Alt. = altitude. Rain = rainfall. Bar indicates negative correlation.

TABLE 3
The average number of each species per 1/200 m²

	FWAG	FSTR	MGLA	MARM	PGAL	FHIS	EDUC	EPER	CCLA	HPER	FPAR	BAPP	ENAS	MRP	ABOH	MSIM	FWAC	FALL	FRUS	MARG	CSFR	pair	MCLA	MSAN	CBRI	MFIL	CATR	CCOG	AAFF	AUIS	ACHA	MTLA	MPIL
20					20	10		10	50	2	10	3	5		10					20	20												
7					12	10		+	10	2					16						25		7										
10	10	5	2	2	10	5	10		10	5	5				5			+	40	10	20		5			+		5					
9					5				5												20												
22					20	10	4	10	20	5			5								50		5										
25	+				+	3	12	11	320	+		5	+		18						100												
16					5					+											70		4										
31					10	3		5	2	5											10												
33					3		+		+	+					2						250	+	5										
3											+				5						67	+	4										
19					8			30	10	5	15			30	10						10												
21																					400												
8																					270												
18																					300		10										
30																					500	+	5	50									
14																					170	10	28	30									
42																					900	5	10										
41a																					200	4	60										
26																					420		7	110	+								
4																					200	4	10	+									
5																					400		5	50									
27																					300		5	130									
35																					500	+	3	25									
12																					120		10	100									
6																					430		25	30	100	+							
38a																					400		1	11									
41																					250	5	10										
23																					94		10										
2																					13	+	100										
37																					300		20										
15																					140	3	33	+									
36																					400	2	4		5								
28																					360		2										
29																					500		30										
17																					35		40										
32																					200		200										
34																					250		10										
39																					500		70										
1																					570	5	50	5		20							
24																					170	+	4										
38b								+					3								260												
13																					650		4										
40																							4					90	+				

+ recorded in one sample only
Site 38 is divided into a wet area(a) and a dry area(b).

+ recorded in one sample only

Site 38 is divided into a wet area(a) and a dry area(b).

present or absent and the result of the analysis is shown in Fig. 2. The degree of similarity between the clusters was low but at the level of 0.25, six groups were discernible with a clear distinction between species associated with peat and those with mineral sites.

Groups I-IV contained species mainly confined to mineral sites. Group I species all occur in low numbers at one of the Moor House Reserve mineral sites. Group II are species which occur at most of the mineral sites and all were found at Scar Close

Limestone. *Marionina riparia* is an exception and this was found only at Scar Close Limestone. Species in Group III and IV have little in common but all are comparatively rare and occur at only one or two mineral sites. Group V comprises those species which are mostly confined to deep peat sites while the species in Group V occur at only a low percentage of shallow peat sites and mineral sites.

Mesenchytraeus pelicensis and *M. flavus* both occurred at one peat site and were not placed in a group for this analysis.

buted in the north Pennines but occurs in the deeper wetter peat sites rather than in shallow peat. It occurs at high densities and was significantly correlated with rainfall only.

4. *Cernovitoviella atrata* is widespread in Europe and N. America. Its distribution in peat bogs in the N. Pennines is similar to that of *C. brigantia* and the two species are found together. It was significantly related to wet sites.

5. *Marionina clavata* was widely distributed between the peat sites being the most commonly occurring species after *C. sphagnetorum*. It occurred in highest number on the shallow peat sites and it also occurred at several limestone sites although not abundantly. Multiple regression analysis showed it to be significantly correlated with dry bog sites but only 12 % of the variation in distribution was accounted for.

6. *Marionina filiformis* occurred at a wide range of peat sites but only once at a site with a species of *Achaeta*. None of the variables used in the multiple regression analysis was significantly correlated with its distribution.

The species in Group VI were found at a few peat sites and some mineral sites also.

7. *Cognettia cognettii* occurred at two peat sites both disturbed to a certain extent. Meathop Moss is raised bog invaded by birch and willow, and Dun Fell 820 m was dominated by *Eriophorum vaginatum*. This species is abundant in some coniferous forest soils in north Wales (O'CONNOR, 1957) but the specimens found in the present study were larger.

8. The presence of *Achaeta* species at peat sites was unexpected as SPRINGETT (1967) in her survey of the Enchytraeidae of Moor House found *Achaeta* spp. confined to mineral soils. The four species found in the present survey occurred at both peat and mineral sites. The density was always low. None were found at the deepest peat sites although *A. eiseni* and *A. affinis* was found at Newby Head Moss and

A. affinis at Dun Fell 430 m which are blanket peat sites with peat up to 50 cm deep.

Two species were not included in a group by the cluster analysis. *Mesenchytraeus pelicensis* was found only at Kilhope and is rare. *M. flavus* was found at two sites at Moorhouse only. It is difficult to explain the isolated occurrence of these species when many apparently suitable nearby sites do not support them.

CLUSTER ANALYSIS OF THE SITES.

The sites were clustered in two ways. Firstly according to the presence of species at the sites and secondly according to the measured variables of the sites. In the cluster analysis of sites by presence or absence of species, the peat and mineral sites are clearly separate (Fig. 3). The mineral sites are dissimilar with one cluster = Group A and a group of sites with little similarity between them and including two peat sites with shallow peat = Group B. The peat sites were clustered into two groups = C and

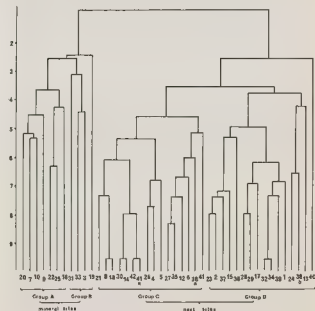


FIG. 3. — Sites clustered on the basis of species present

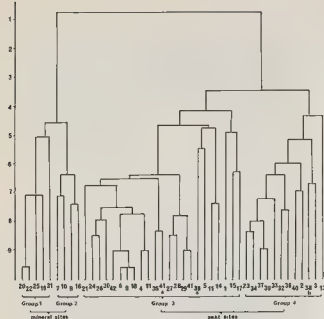


FIG. 4. — Sites clustered on the basis of variables shown in Table 1.

D. In the cluster analysis of the sites by means of the variables listed in Table 1 four groups of sites also are distinguished in Figure 4. Groups 1 and 2 contain mineral sites, the sites in Group 3 are mainly blanket bog sites and Group 4 contains sites with shallow peat, two of which had a community similar to that of mineral sites.

There is some resemblance between the clusters of sites produced by the two different methods and the number of sites in common between groups is shown below.

Species grouping	Gp A	Gp B	Gp C	Gp D
Number in group	8	3	16	16
Variable grouping	Gp 2	Gp 1	Gp 3	Gp 4
Number in group	4	5	24	11
No. of sites in common	4	1	16	10

Thus group A contained all the sites in group 2 and some group 1. Group B contained the remaining group 1 and in addition two sites which were

classified with peat sites on the basis of site variables.

The two groups of peat sites defined by the two different methods also resembled each other. The sites in group D contained all sites in group 4 except the two sites with mineral affinities already referred to, and seven sites from group 3. The sites which groups D and 4 have in common are shallow peat sites. The additional seven sites in Group D are Meathop Moss and Deer Dyke — raised bogs and Scar Close Peat, Dun Fell 580 m, Murk Mire Dry and Bear Park which are well drained blanket bog. Group C contained the rest of the sites in group 3 which are blanket bog sites apart from Burns Beck and Fen bog reserve which are raised bog.

DISCUSSION

1. DISTRIBUTION OF SPECIES AT MINERAL SITES.

All species of the genus *Fridericia* were confined to mineral sites apart from one species found on a shallow peat site. This is in agreement with SPRINGETT's (1967) work at Moorhouse and the survey of north European enchytraeids by NURMINEN (1967) who found this genus only at meadows, meadow forest or freshwater shores.

Nine *Fridericia* species were found in the present study. All were correlated with pH, limestone grassland or the dominant plant. The distribution of the *Fridericia* species is thus similar to that of most of the species of earthworms at the same sites (STANDEN, 1979) but it is not known whether their physiological and behavioural responses are similar to those of earthworms. There are more species of *Fridericia* than any other genus of enchytraeids.

Species of six other genera were found on the mineral sites. *Cognettia glandulosa* was the most widespread and was found at ten of them.

2. DISTRIBUTION OF SPECIES ON PEAT SITES.

The number of species found at the peat sites probably depends on the range of microhabitats present so that uniform areas such as blanket bog over continuous peat support three or four species only. These are *Cognettia sphagnetorum*, *Cernovitoviella atrata* or *C. briganta*, *Mesenchytraeus sanguineus* and *Marionina filiformis*. Other peat sites have a greater variety of species but not often more than six and these occur in several combinations although *C. sphagnetorum* is present and dominant in all.

The peat sites chosen for this study are varied and their derivation is complex and only partly known. Blanket bog such as Moor House peat and Grass Common peat are included. Others sites are of the same basic type which have been drained or disturbed and consequently include drier areas and wet flush areas to a varying degree, and these additional microhabitats possibly support species such as *Marionina clavata*, *Cognettia cognettii* etc. in addition to those referred to. Waskerley deep peat, Kilhope, and Langdon Common fall into this category.

Other peat sites are different in character being drier, with shallow peat and without *Sphagnum* spp. and may best be regarded as having developed from woodland which in the past had an understorey of *Calluna*, *Vaccinium* spp. and *Erica* spp. as seems to be the case at North Plantation, and some of the North York moors sites such as High Tranmire, Kildale and Yarlsey and other sites described by SIMMONS *et al.* (1974). The additional species most often occurring at these sites are *Marionina clavata* and species of *Achaeta*. The *Achaeta* species are deep living forms characteristic of soils formed under coniferous forest where they are found in greatest abundance. *Achaeta* were not found on blanket bog sites with deep peat.

Figure 5 represents a possible relationship between communities of enchytraeids in peat based on the presence or absence of *C. sphagnetorum*, *M. sanguineus*, *C. atrata*, *C. briganta*, *M. clavata* and *Achaeta*

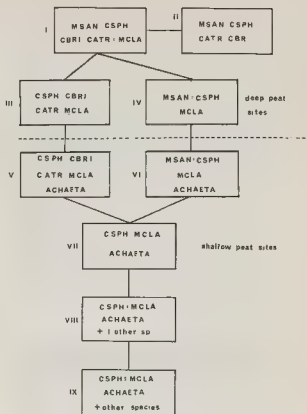


FIG. 5. — Communities of enchytraeids found on peat sites. Abbreviations shown in Table 2

spp. and labelled 1-IX. Because the sites were not sampled exhaustively, rare species (particularly *Achaeta*) may not have been detected and the relationship between the communities of the sites may be changed if other species are subsequently found. Other species found on peat sites but considered to be sporadic and not useful in distinguishing between the types of peat sites were *Marionina filiformis* and *Cognettia cognettii*.

HEALEY (1975) used the Zurich-Montpellier system to analyse the enchytraeid species composition at a large number of sites in Ireland. Her 'acid series' is divided into a bog and a heath association each with sub-associations and variants. On the basis of seven species the bog association is divided into a wet variant equivalent to types I-V (Figure 5) and a dry variant equivalent to types VI and VII. The

heath association is divided into a high and a low diversity sub-association, the latter having three variants and type VIII of this study corresponds with type IX of the present study.

Thus, although only a few species of Enchytraeidae inhabit bog sites, several different combinations of species were recorded. It is still possible that the entire range of microhabitats present in a site was not sampled and that if sampling were continued more species would be found. Then for example types II-IV would be the same as type I of Figure 5.

It is also possible that some species with a restricted tolerance may exist or find suitable microhabitats in only some of the sites included in an association on floristic grounds. Their distribution may be restricted by factors such as minimum winter temperature or soil moisture in summer, but so far multiple regression analysis has been of limited use in identifying these factors.

To test if either of these reasons explains the variation in enchytraeid species composition within similar types of bog, future work will attempt to describe the factors controlling the distribution of selected species between microhabitats within a site.

ACKNOWLEDGEMENTS.

I should like to thank Drs J.C. COULSON and J. BUTTERFIELD who collected and made available data and material from a survey on moorland invertebrates funded by the Nature Conservancy Council. I am also grateful to Dr Bent CHRISTENSEN for his help with the taxonomy of the Enchytraeidae and to Professor D. BARKER for providing research facilities.

REFERENCES

- ABRAHAMSEN (G.), 1972. — Ecological study of Enchytraeidae in Norwegian coniferous forest soils. *Pedobiologia*, **12**, 26-82.
- HEALY (B.), 1976. — Taxonomy and ecology of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Ireland. Ph. D. Thesis. National University of Ireland.
- NIELSEN (C.O.) and CHRISTENSEN (B.), 1959. — The Enchytraeidae, a critical revision and taxonomy of the European species. *Natura Jutlandica*, **8-9**, 1-160.
- NURMINEN (M.), 1967. — Ecology of enchytraeids in Finnish coniferous forest soils. *Ann. Zool. Fenn.*, **4**, 147-157.
- O'CONNOR (F.B.), 1955. — Extraction of enchytraeid worms from coniferous forest soils. *Nature*, **175**, 815-816.
- O'CONNOR (F.B.), 1957. — An ecological study of the enchytraeid worm population of a coniferous forest soil. *Oikos*, **8**, 162-198.
- PEACHEY (J.E.), 1959. — Studies on the Enchytraeidae of moorland soils. Ph. D. Thesis, University of Durham.
- SIMMONS (I.G.) and CUNDILL (P.R.), 1974. — Later quaternary vegetational history of the North York Moors. *J. Biogeog.*, **1**, 159-169.
- SOLHOY (T.), 1975. — Dynamics of Enchytraeidae populations on Hardangervidda. *Ecological studies: analysis and synthesis*, **17**, 55-58, Fennoscandia Tundra Ecosystems, Ed: Wielgolaski F.E.
- SØRENSEN (T.), 1948. — A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on species content. *Biol. skr.* (K. danske vidensk. Selsk N.S.), **5**, 1-34.
- SPRINGETT (J.A.), 1967. — An ecological study of moorland Enchytraeidae. Ph. D. Thesis, Durham University.
- SPRINGETT (J.A.), 1970. — Distribution and life histories of some moorland Enchytraeidae. *J. Anim. Ecol.*, **39**, 725-737.
- STANDEN (V.), 1973. — The production and respiration of an enchytraeid population in blanket bog. *J. Anim. Ecol.*, **42**, 219-245.
- STANDEN (V.), 1978. — The influence of soil fauna on decomposition by microorganisms in blanket bog litter. *J. Anim. Ecol.*, **47**, 25-38.
- STANDEN (V.), 1979. — Factors affecting the distribution of lumbricids in associations in peat and mineral soils in northern England. *Oecologia*, **42**, 359-374.

SYNTHÈSE DE L'ÉTUDE DES MÉCANISMES DE COLONISATION PAR LA FAUNE DES FORMATIONS PIONNIÈRES DE LA LANDE

par Paul TREHEN

Station Biologique de Paimpont, 35380 Pletan-le-Grand, France

Depuis 1973, l'Équipe de Biologie du Sol de la Station Biologique de Paimpont se consacre à l'étude des formations pionnières des landes. Ces formations sont distinguées en raison de la faible épaisseur du sol sous-jacent inférieur à 15 cm ainsi qu'à la structure de la végétation limitée aux strates muscinolichéniques et herbacées; elles représentent entre 7 et 11 % de la superficie des landes à Paimpont (TREHEN, BAILLIOT, DELETTRE, 1975). L'origine de ces formations est probablement très diverse, elles peuvent exister naturellement autour des affleurements rocheux topographiques, mais peuvent être aussi la conséquence d'une surexploitation due au pâturage et toutes autres pratiques culturales traditionnelles généralement abandonnées. Suivant leurs origines, ces formations peuvent être stabilisées dans certains cas, mais elles sont aussi susceptibles d'évoluer naturellement, laissant place aux strates chamaephytiques. L'objet des travaux sur la faune est de savoir comment elle accompagne ou participe aux modifications structurales et phénologiques.

Compte tenu des caractéristiques mêmes de cet écosystème, des méthodes propres ont été nécessairement mises au point aussi bien pour l'appréciation des microclimats que pour l'étude de chacune des espèces ou des familles étudiées.

APPRÉCIATION DES FACTEURS ÉDAPHIQUES ET MICROCLIMATIQUES

Nous ne reviendrons pas sur l'étude des sols dont la description est faite par nos collègues pédologues. Nous avons considéré comme essentielle la connaissance des variations thermiques et hydriques.

Dès les premières observations, nous avons constaté que les amplitudes sont extrêmement importantes aussi bien à l'échelle saisonnière que nyctémérale, mais que le pouvoir de protection des lichens appartenant aux *Cladonia* s'exerce surtout pour diminuer les effets du refroidissement alors que « l'isolement aux radiations solaires est très imparfait » (TREHEN, BAILLIOT, DELETTRE, 1975).

De la même manière, en raison de l'imperméabilité et de la faible épaisseur, les sols sont incapables d'absorber les précipitations hivernales et printanières, et de maintenir une humectation suffisante pendant la sécheresse estivale et automnale. Ces faibles réserves hydriques potentielles du sol sont traduites par l'instabilité du débit des ruisseaux qui fluctue corrélativement à la pluviosité saisonnière locale. Elles sont traduites aussi par la grande abon-

dance des « mares » et des « flaques » en hiver et au printemps; ces petites étendues d'eau s'assèchent en été, mais entretiennent une flore et une faune fort importantes. La troisième conséquence de la faible importance des réserves hydriques associée à l'imperméabilité du substrat est l'existence d'un contraste microclimatique bien marqué entre les sols saturés d'eau en hiver et presque totalement desséchés en été (DELETTRE, 1975; BAILLIOT, 1975; BELLIDO, 1975). Dans ces conditions, les organismes vivent en hiver dans des conditions aquatiques, mais passent assez brutalement au cours du printemps à des conditions édaphiques amphibies puis aériennes xérophiles. La situation écologique est celle de l'interface milieu aquatique - milieu aérien dans laquelle doit s'effectuer le cycle de quelques espèces animales propres aux formations pionnières des landes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le but des prospections est de préciser les stratégies d'exploitation de l'écosystème par quelques arthropodes : Diptères, Acariens, caractéristiques, dominants, voire exclusifs. Les techniques utilisées doivent permettre de distinguer les espèces passagères des espèces permanentes et dans ces dernières, celles qui effectuent sur place la totalité de leur cycle de développement. Les espèces non permanentes peuvent effectuer une partie de leur cycle larvaire et ainsi contribuer de manière parfois essentielle à certains niveaux de fonctionnement de l'écosystème.

Plusieurs techniques d'extraction et de description ont été utilisées et adaptées aux problèmes posés :

— L'évaluation de la production d'insectes par unité de surface a été obtenue par l'utilisation des nasses d'émergences dont le modèle a été mis au point sur place (TREHEN, 1970).

— L'appréciation des déplacements en vols sur ces formations est faite par la technique des pièges jaunes de Moericke. Cette méthode est efficace mais ne permet aucune généralisation sur la fonction de l'insecte (TREHEN, BAILLIOT, 1974).

L'évaluation de l'abondance de la faune édaphique a été faite en utilisant trois techniques d'extraction complémentaires :

— L'extracteur à sec de Tullgren a été utilisé pour les Diptères Chironomides et les Acariens Oribates; cependant, les résultats ne peuvent être utilisés s'ils ne sont confirmés et complétés par une méthode mécanique généralement plus exacte et fidèle.

— La technique densimétrique après lavage et tamisage, de HEALBY et SMITH (1971) modifiée (TREHEN, BAILLIOT, DELETTRE, 1975), bien que fastidieuse, donne d'excellents résultats pour tous les stades de développements larvaires de Diptères et d'Acariens Oribates. Elle se révèle indispensable lors des études de cinétique démographique.

— Citons enfin parmi les méthodes sélectives, l'extraction en conditions d'humectation entretenue selon Baermann. Cette technique efficace pour les Enchytraéides et les Nématodes l'est aussi pour quelques larves de Chironomides (DUCROTOY, 1976).

Aucune des techniques citées n'est à elle seule capable d'apporter une réponse satisfaisante à tous les problèmes d'acquisition des données de terrain sur la densité et la distribution spatio-temporelle des invertébrés du sol. Il faut avoir recours à une combinaison judicieuse de plusieurs d'entre elles pour prétendre apporter quelques chiffres significatifs utilisables en cinétique démographique. A la suite de cela reste encore à préciser le niveau trophique, soit par l'inventaire des contenus du tube digestif (DELETTRE, 1975, 1978), soit par une analyse de la microdistribution étudiée sur des coupes de sols après congélation et inclusion dans la gélose (DELETTRE, 1975; BELLIDO, 1975).

Cette multitude de techniques complémentaires permet d'envisager une couverture satisfaisante du cycle de développement et une estimation significative des effectifs, dans la mesure où les méthodes d'échantillonnage seront adaptées aux problèmes posés.

En première analyse, les prospections ont été faites en tenant compte des principes traditionnels de l'échantillonnage au hasard (VANNIER & CANCELA DA FONSECA, 1966). Cette approche a permis de

réaliser une étude démographique de quelques espèces d'Acariens Oribates du genre *Carabodes*, d'un Chironomide Orthocladiinae du genre *Smittia* et de quelques espèces de Sciaridae.

Carabodes willmanni Bernini est une espèce dont les stases se succèdent, localisées à différents niveaux du sol puis de la végétation lichénique; elle occupe au cours de son développement plusieurs niveaux trophiques, puisque les larves sont saprophages alors que les adultes sont lichénophages.

L'activité reproductrice, et le développement des stases immatures sont plus intenses au printemps et à l'automne, alors qu'il n'y a pas interruption de l'activité trophique en hiver. Inversement, les adultes dominants en été sont inactifs et concentrés dans les horizons édaphiques (BELLIDO, 1975).

Le Chironomide Orthocladiinae *Smittia* sp. effectue la totalité de son cycle de développement sur place. Les premiers stades larvaires aquatiques sont observables seulement pendant les mois d'hiver dans un substrat édaphique saturé en eau. En dehors de cette période, au printemps puis en été, les larves au dernier stade sont inactives dans une logette de résistance jusqu'aux premières pluies d'automne. La nymphose puis l'émergence des adultes interviennent pendant les mois de septembre, octobre et novembre.

Parmi les résultats obtenus sur les Diptères Sciaridae (BAILLIOT-DELEPORTE, 1980) et qui sont exposés dans ce colloque, disons simplement qu'il n'y a pas ajustement du cycle de ces Diptères aux variations microclimatiques. Il se produit une mortalité importante à l'émergence alors que les populations larvaires sont abondantes au printemps et jouent un rôle essentiel dans la fragmentation de la matière organique. Ceci suppose une recolonisation de ces substrats à partir des écosystèmes voisins.

En conclusion partielle de ces travaux, nous distinguons trois stratégies d'exploitations correspondant aux trois groupes zoologiques étudiés. *Carabodes willmanni* Bernini est une espèce permanente étroitement liée aux *Cladonia* dont les adultes se nourrissent alors que les formes larvaires plus édaphiques exploitent les parties en décomposition. Cette espèce

exploite au cours de son cycle de développement différents niveaux aérien et édaphique de l'écosystème, la densité est forte et sa dominance très marquée.

Les Diptères ne sont pas des espèces permanentes dans la mesure où l'adulte ailé assure une dispersion des populations.

Nous savons que plusieurs espèces de Chironomides Orthocladiinae et de Sciaridae peuvent effectuer leur développement larvaire complet sur place; néanmoins nous distinguerons deux stratégies distinctes basées sur les mécanismes d'ajustement aux conditions extrêmes. Chez le Chironomide, les larves se développent dans un milieu aquatique, en hiver, alors qu'elles sont capables de résister aux plus fortes dessiccations pendant plusieurs mois de printemps et d'été ($pF = 5$ à 6).

Les Sciarides ne sont pas capables d'une telle résistance à la dessiccation. Les larves effectuent leur développement complet en quelques semaines. La nymphose puis l'émergence interviennent de manière régulière sans phase d'inactivité ou de résistance. Dans cette stratégie intervient normalement en été une mortalité larvaire ou nymphale très importante et parfois totale imposée par les conditions climatiques.

A la suite de cette approche, il apparaît que les peuplements des formations pionnières ne peuvent être interprétés sans que l'on prenne en compte l'existence de la diversité des écosystèmes susceptibles de servir de réservoir pour des espèces immigrantes. Plusieurs questions demeurent cependant posées, à savoir : quelle est l'importance des immigrations dans le maintien des biocénoses des landes ? Quels sont les écosystèmes réservoirs ? Quelles sont les espèces susceptibles de colonisation des formations pionnières ?

Les réponses à ces questions nécessitent une recherche qui échappe aux méthodes classiques de l'échantillonnage pratiquées jusqu'alors, basées sur le hasard et l'homogénéité des aires prospectées. Il convient au contraire de rechercher les facteurs de diversité et d'hétérogénéité.

L'un des systèmes les mieux représentés est celui des mares temporaires fréquentes en raison de l'imperméabilité du substrat. Les résultats des travaux réalisés sur une mare semi-permanente sont publiés dans ce colloque, ils montrent un plus grand nombre d'espèces dont six sont dominantes, et réparties en deux ensembles par leurs capacités d'ajustement aux variations de niveau et à l'assèchement de la mare. Les espèces dites aquatiques manifestent une distribution de leurs émergences strictement ajustées aux périodes où la mare est en eau; les espèces amphibes montrent un pic d'émergence marqué lié à l'assèchement de la mare suivi de traces d'émergences pendant la période sèche. Les larves de ces espèces peuvent se maintenir en vie après l'assèchement de la mare et reprendre une activité et leur développement lorsque les précipitations le permettent (DUCROTOY, 1976, 1979). Les mares temporaires sont en conséquence des réservoirs ou centres probables de dispersion vers les formations pionnières où elles subissent de très fortes mortalités estivales.

Parmi les systèmes mettant en évidence les capacités de colonisation de la lande par les insectes participant aux processus de décomposition, nous citerons enfin la biocénose des nécrophages (VERNON, 1978).

Une étude expérimentale montre une abondance et une diversité des espèces de Diptères, de Coléoptères comparable à ce qui est trouvé dans un système prairial ou même un système forestier, les

seuls facteurs limitants étant liés à la dessiccation plus rapide du substrat en période estivale.

Les études d'inventaires mises en œuvre selon des protocoles d'échantillonnage classiques laissent place actuellement à une expérimentation destinée à mieux comprendre les mécanismes du fonctionnement de ces formations pionnières des landes. La comparaison des peuplements de stations choisies en raison de leur composition floristique, de l'épaisseur du sol permettront de mieux discerner les espèces inféodées à un type de végétation ou de sol. L'arrosage automatique d'une parcelle montre par ses répercussions sur la périodicité des émergences et leur abondance, les capacités de réajustement des cycles de certaines espèces, ainsi que les effets sur la mortalité dans les populations. Enfin, les expériences d'enrichissement organique permettent de mieux délimiter les fonctions et les niveaux d'intervention dans les processus de dégradation de la matière organique.

En conclusion, il apparaît que certains invertébrés sont, par leurs capacités de régulation hydrique, par l'ajustement de leur cycle, caractéristiques des formations pionnières des landes. Ces espèces peuvent y assurer une régulation de leurs effectifs sans immigration très importante. Les autres invertébrés, les plus nombreux, ne sont présents que parce qu'il existe un renouvellement des populations en provenance des écosystèmes voisins : aquatiques, mares temporaires ou permanentes, landes, landes boisées, et forêts. Ces espèces accompagnent les formations pionnières dans leur évolution normale vers le climax.

CARACTÉRISTIQUES DE L'ÉMERGENCE DE QUELQUES DIPTÈRES *SCIARIDAE* ET *CHIRONOMIDAE* DES LANDES ARMORICAINES

par Simone DELEPORTE-BAILLIOT (1)

Station Biologique de Paumont, 35380 Plélan-le-Grand, France

RÉSUMÉ

Les émergences des *Sciarides* et *Chironomides* présentent une variabilité de certains paramètres; la forme est unimodale pour *Corynoptera tetrachaeta* et bimodale pour *Leptosciara autumnalis*. La distribution des fréquences suit une courbe du type gaussien. La sex-ratio est fluctuante au cours d'une période d'émergences et de l'une à l'autre. *Leptosciara autumnalis* se caractérise par une sex-ratio toujours très en faveur des femelles. La biométrie des adultes révèle une évolution inverse de la taille des mâles et des femelles de *C. tetrachaeta*. Ces résultats sont discutés.

SUMMARY

Characteristics of Sciaridae and Chironomidae (Diptera) emergence on armorican heathlands.

Sciaridae and Chironomidae emergences show variability in some of their parameters: unimodal distribution can be seen in *Corynoptera tetrachaeta* and bimodal in *Leptosciara autumnalis*. Frequency distribution follows a Gaussian type pattern. Sex-ratio fluctuates both within and between individual emergence periods. In *L. autumnalis*, sex ratio is always in favor of females; in *C. tetrachaeta*, male size varies inversely with female size. These results are discussed.

INTRODUCTION

Le passage de la vie larvaire à la vie imaginale est une étape essentielle et souvent critique chez la plupart des insectes, particulièrement chez les insectes holométaboles. Ceci est ressenti dans toutes les recherches sur la dynamique de population de Diptères; cependant, il est souvent fait abstraction de la phase adulte et de ses modalités d'occurrence.

CORBET et DANKS (1973) ont caractérisé les émergences de Culicides par leur « forme » (2) et par leurs effectifs. La forme traduit la distribution tem-

porelle des fréquences d'occurrence des imagos; les effectifs sont importants à connaître car ils peuvent dans une certaine mesure préfigurer ceux de la génération suivante si l'on se place dans le cas où il ne se produit pas une recolonisation par des individus étrangers.

L'objet de notre étude est de suivre l'évolution des caractéristiques de l'émergence de *Sciaridae* et *Chironomidae* confrontés à des situations environnementales diverses correspondant à trois types de landes armoricaines.

(1) Groupe Biologie du Sol. A.T.P. 1849 « Dynamique des populations: Recherches sur le mécanisme de l'émergence chez les Diptères ». Responsable scientifique: P. TREMEN.

(2) « patterns of emergence »

1. — SITE D'ÉTUDE ET MATÉRIEL

Les populations naturelles de Sciarides et Chironomides ont été étudiées sur trois types de lande :

— une lande pionnière ou complexe muscinolichénique constituée de fétuques du groupe *Festuca ovina* et de lichens du genre *Cladonia*. Le sol peu épais est caractérisé par des conditions hydriques extrêmes allant de la saturation en eau l'hiver à un assèchement très prononcé l'été;

— une pelouse de transition à *Agrostis*;

— une lande mésophile littorale à *Erica ciliaris* et *Ulex gallii* (Cap Fréhel) se présentant comme un ensemble végétal fermé, très compact, où s'accumule une litière abondante à dégradation lente.

Les populations imaginales sont capturées à l'aide de nasses d'écoulements dans lesquelles les imagos doivent parvenir dans le collecteur supérieur pour être piégés (TREHEN, BAILLIOT, DELETTRE, 1975). Cette technique ne permet donc de capturer les insectes qu'à une certaine phase de leur activité de déplacement, et ne rend pas précisément compte de l'éclosion proprement dite des imagos. Cinq nasses ont été placées en lande littorale mésophile, huit sur la pelouse à *Agrostis* et dix sur le groupement pionnier. La méthode d'estimation du nombre minimal de prélèvements à effectuer pour obtenir des données représentatives des populations d'insectes (HEALEY, 1962) nous a permis de vérifier que le nombre de nasses mises en place dépasse toujours très largement le nombre minimum suffisant (BAILLIOT, DELETTRE, 1972).

Les collecteurs sont relevés tous les trois jours sur les sites d'étude proches de la Station Biologique (pelouse à *Agrostis* et groupement pionnier) et une fois par semaine sur la lande littorale.

Par cette méthode, 11 770 Diptères adultes ont pu être dénombrés en 1973 sur la pelouse, 19 650 sur le groupement pionnier et 25 620 sur la lande littorale mésophile. Les Nématocères représentent

pour chacun des trois sites plus de 90 % des captures de Diptères.

Parmi les diverses espèces de Sciarides récoltées sur les trois sites d'étude (BAILLIOT, 1975), nous retiendrons principalement *Corynoptera tetrachaeta* Tuom., qui représente 85 % des émergences de Sciarides du groupement pionnier, et *Leptosciara autumnalis* (Winn.) variété jaune, espèce commune aux trois biotopes. Le peuplement en Chironomides du groupement pionnier est exclusivement constitué de *Smittia* sp. (2) et représente 58 % du peuplement arthropodien recueilli dans les nasses d'émergences. L'étude des populations imaginales de *Smittia* sp. a été menée parallèlement à celle des populations larvaires (DELETTRE, 1975).

2. — FORME DES ÉMERGENCES

Les variations d'intensité des émergences sont traduites par l'effectif des imagos recueillis dans les nasses à intervalles réguliers. Selon l'échelle de temps considérée (année, saison ou journée), la distribution des fréquences de capture des adultes semble répondre à l'influence de certains paramètres, dont les facteurs climatiques. D'une façon générale, à une époque donnée, la distribution des fréquences se répartit de part et d'autre d'un maximum suivant une courbe du type gaussien. Nous avons défini la périodicité comme étant l'intervalle de temps qui sépare deux « pics » successifs ou deux modes des courbes théoriques construites.

2.1. Chez les Sciarides, les émergences se manifestent principalement du début du printemps à la moitié de l'automne quel que soit le biotope. Entre les périodes d'émergences se situent des intervalles de durée variable selon la saison (vingt-six semaines en hiver, dix-sept au printemps et dix en été pour *C. tetrachaeta* par exemple) correspondant à la durée du développement larvaire.

(2) Selon B. SERRA-TOSIO, ce Chironomide appartient à la famille des Chironomidae Orthocladiinae et fait partie de la tribu des Metriocnemini.

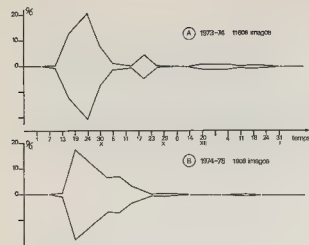


FIG. 4. — Emergences de *Smutia* sp. sur le groupement pionnier en 1973-74 et 1974-75.

3. — VARIATIONS DES EFFECTIFS

Des variations d'effectifs affectent particulièrement les populations de Sciarides d'une génération à l'autre. Autant pour *C. tetrachaeta* que pour *L. autumnalis*, la génération d'été est toujours plus abondante que celle de printemps (tableaux I et II) sur un même biotope.

Pour *L. autumnalis*, commune aux trois biotopes, les effectifs varient également selon le type de lande. Nous avons vu précédemment que les facteurs climatiques pouvaient être la cause d'une forme différente de l'émergence d'un biotope à l'autre, allant même jusqu'à la disparition d'un mode. Il est probable qu'ils affectent de la même façon le nombre des sorties d'adultes en diminuant, voire même en annulant les effectifs d'une série d'émergences.

TABLEAU II

Effectifs au m² des adultes de *Cerynoptera tetrachaeta* sur le groupement pionnier.

1973			1974
G1	G2	G3	G1
918	2040	270	100

Chez *C. tetrachaeta*, espèce dominante sur le groupement pionnier, les effectifs augmentent de la première à la deuxième génération, puis diminuent de la deuxième à la troisième. Sur cette formation pionnière, le facteur hydrique du sol est aussi important que le facteur thermique; les conditions de vie de la faune endogée y passent de celles d'un milieu aquatique en hiver à celles d'un milieu xérophile en été. Il semblerait donc que les conditions printanières régnant dans le sol soient les plus favorables au développement larvaire des Sciarides, ce qui se manifeste par des effectifs plus élevés en deuxième génération.

Un autre facteur prépondérant quand il s'agit de Sciarides intervient très certainement : c'est un facteur d'ordre trophique par la quantité et la qualité de matière organique disponible. En effet, les effectifs de *L. autumnalis* diminuent de la lande littorale mésophile au groupement pionnier (tableau I).

4. — MODIFICATIONS DU SEX-RATIO

La technique des nasses d'émergences permet mieux que tout autre une appréciation du rapport des sexes dès l'apparition des imagos.

Les résultats globaux obtenus dans le même type de milieu sont variables suivant les espèces. Chez les Sciarides, ils montrent une nette prédominance des femelles de *Leptosciara autumnalis* sur la lande littorale (tableau III), alors que se manifeste un équi-

TABLEAU III

Variations du sex-ratio de *Leptosciara autumnalis* (lande littorale mésophile) au cours des différentes périodes d'émergences (exprimées par le rapport $\delta \times 100 / (\delta + \varphi)$)

1973			
G1 : 10 %		G2 : 32 %	
9 %	11 %	40 %	17 %

TABLEAU IV

Variations du sex-ratio de *Cernyoptera tetrachaeta* sur le groupement pionnier (exprimée par le rapport $\delta \times 100/(\delta + \text{♀})$)

1973			1974
G1	G2	G3	G1
60 %	56 %	69 %	60 %

libre numérique sur le groupement pionnier chez *C. tetrachaeta* (tableau IV). Cet équilibre a également été constaté chez le Chironomide *Smitia* sp.

A ces tendances générales, il est intéressant d'ajouter que le sex-ratio subit des variations significatives d'une génération à l'autre pour une même espèce; *L. autumnalis* subit par exemple une augmentation du pourcentage des mâles de la première à la deuxième génération. Sur la pelouse à *Agrostis* où le pourcentage des mâles de cette espèce est plus élevé, la variation se fait dans le même sens.

Notons également que le rapport se modifie au cours du déroulement de l'émergence d'une même cohorte. Il est très généralement favorable aux mâles au début de la période d'émergences et subit par la suite des variations extrêmement importantes (fig. 5).

5. — VARIATIONS BIOMÉTRIQUES

5.1. MÉTHODES.

Différents lots de mâles et femelles ont été prélevés dans chaque espèce. Les lots de vingt à cent individus, selon l'abondance des effectifs récoltés dans les nasses d'émergences, sont répartis au long du cycle saisonnier. Cinq périodes ont été délimitées chez *C. tetrachaeta* correspondant d'une part au maximum de chacune des trois bouffées d'émergences, les deux autres correspondant d'autre part à la fin des émergences de la première bouffée et au début de la deuxième. Les quatre périodes choisies

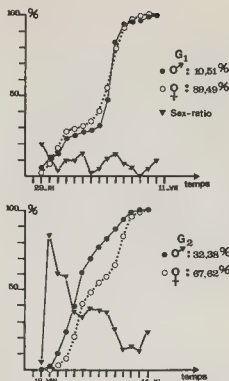


FIG. 5. — *Lepioctara autumnalis*
Pourcentages cumulés des émergences de mâles et de femelles;
variations du sex-ratio
(exprimée par le rapport $\delta/\text{Total} \times 100$)
au cours des périodes d'émergences.

pour *L. autumnalis* correspondent aux quatre maxima annuels (cf. fig. 1). Sur chaque adulte, trois mesures sont faites; deux sur l'aile (longueur *L* et largeur *l*) et une sur le tibia de la patte P1 (*t*₁).

5.2. RÉSULTATS.

Les constatations issues de cette étude biométrique sont de différentes natures:

— le sens des variations annuelles des longueur et largeur de l'aile et de la longueur du tibia est le même pour chaque sexe chez les deux espèces étudiées (fig. 6);

— cette variation est de même sens pour les deux sexes de *L. autumnalis* mais de sens inverse chez *C. tetrachaeta* entre les sexes (fig. 6 a).

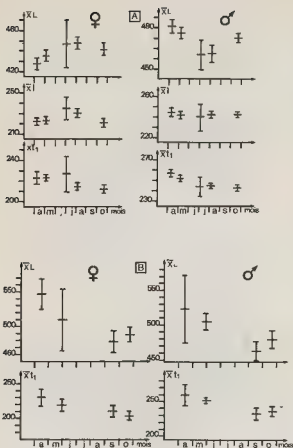


FIG. 6. — Variations biométriques (les valeurs de $\bar{x}$ et de l'intervalle de confiance) exprimées en unités micrométriques.

a) *Corynoptera tetrachaeta*,

b) *Leptosciara autumnalis*.

DISCUSSION

Si le voltinisme du Chironomide *Smittia* dans les formations pionnières de la lande est évident grâce aux données relatives au développement larvaire, il n'en est pas de même des Sciarides pour lesquels cette étude reste à faire; les périodes d'émergences constituent donc un repère temporel dans le cycle biologique de l'espèce; elles permettent dans ce cas de connaître le nombre de générations annuelles.

Corynoptera tetrachaeta présente trois générations annuelles, avec unimodalité de chaque période

d'émergences; *Leptosciara autumnalis* présente deux générations annuelles avec bimodalité. Cette bimodalité, connue chez d'autres insectes (Pléocoptères, HARPER, 1971) se retrouve régulièrement à chaque génération. Si chaque mode d'une génération représente un sous-groupe ou une cohorte de la population, il est possible de faire correspondre les première et deuxième cohortes d'une génération aux première et deuxième cohortes de la suivante.

Chez *L. autumnalis*, la disparition du premier mode en première génération sur la pelouse à *Agrostis* et sa forte réduction en deuxième génération semblent liées en première analyse à l'influence des facteurs mésologiques tels que les facteurs climatiques et l'abondance de la matière organique. En effet, la lande littorale, de structure fermée, présente des variations des conditions thermiques plus tamponnées que celles de la pelouse et du groupement pionnier, et permet ainsi pour une même espèce de constater une forme d'émergence différente, notamment dans le nombre de modes.

Les facteurs mésologiques n'interviennent pas seulement au niveau de la forme annuelle de l'émergence, mais peuvent aussi influencer sur la forme d'une période même d'émergence. Ainsi, DELETTRE et TREHEN (1976) ont montré sur *Limnophyes pusillus* Eaton « l'opportunité » des émergences en fonction des variations climatiques (température, rayonnement global...); elle se traduit par une progression des effectifs proche d'une fonction linéaire expliquée par la présence d'un stock de larves de dernier stade capables de se nymphoser dès que les conditions externes sont favorables. Dans le cas de *Limnophyes*, il devient alors difficile de définir précisément le voltinisme, alors que pour *Smittia* sp., la structure de la population larvaire permet effectivement d'affirmer l'existence du monovoltinisme de cette espèce sur le groupement pionnier.

Une représentation graphique des émergences de *Smittia* (fig. 7) par période de trois jours (correspondant à la fréquence des relevés des collecteurs) révèle aussi certains accidents dans la forme de l'émergence. On peut avancer un élément d'explication en rapportant ces accidents à des variations des condi-

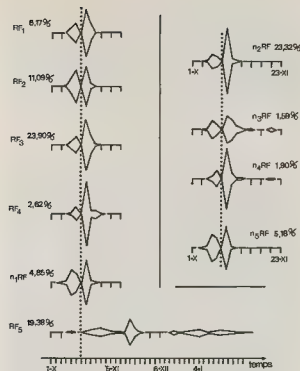


FIG. 7. — *Smitia* sp.
Forme et pourcentage des émergences dans chaque nasse

tions physicochimiques et climatiques pouvant intervenir soit au moment même de l'émergence ou à la mise en activité des adultes, soit au cours du développement d'un lot de larves par rapport à l'ensemble de la population.

La nette supériorité numérique des femelles de *L. autumnalis* dans les cohortes hivernales n'est pas expliquée par nos recherches. Plusieurs hypothèses peuvent être émises : on peut penser que la mortalité larvaire est plus importante chez les mâles pendant la période hivernale; on peut également supposer que cette distorsion se manifeste dès la ponte; en effet, on sait que chez certaines espèces de *Sciaridae*, la ponte d'une femelle ne donnera naissance qu'à des adultes d'un seul sexe, mâle ou femelle (STEFFAN, 1974). Nos résultats pourraient être en faveur d'une mortalité différentielle intervenant soit au stade œuf, soit à l'un des quatre stades larvaires puisque l'augmentation du pourcentage de mâles de la deuxième

cohorte s'accompagne d'une augmentation des effectifs.

Tant pour les *Sciarides* que pour *Smitia* sp., il est probable que les fluctuations du *sex-ratio* intervenant au cours d'une période d'émergences soient dues à une succession de petites bouffées d'émergences que seule la structure de la population larvaire peut confirmer. En effet, tout le stock de larves n'étant pas au même stade au moment de la nymphose, il est permis de supposer que les émergences d'une génération vont s'échelonner par petites bouffées, en relation avec les conditions climatiques, topographiques et hydriques plus ou moins favorables. Notons l'évolution différente du *sex-ratio* de *L. autumnalis* au cours des deux générations (G1 et G2, fig. 5) dont le décours est influencé par l'existence des deux modes, le rapport des sexes variant de l'un à l'autre (cf. tableau III).

NEVEU (1972) a montré sur quelques espèces de *Simulides* que les imagos de la génération d'hiver sont plus grands que ceux de la génération d'été, le développement larvaire hivernal étant plus long que celui d'été. Ces variations suivent l'inverse des fluctuations thermiques saisonnières de l'eau où se développent les larves : plus le développement larvaire est long à cause des basses températures, plus les imagos correspondants sont de grande taille. Les résultats obtenus sur *L. autumnalis* sont similaires à ceux de NEVEU : les deux cohortes qui ont émergé au printemps ont effectué leur développement larvaire en 27 et 30 semaines. Les mâles et femelles sont de taille supérieure à ceux d'été dont les développements s'effectuent en 22 et 20 semaines. Ceci n'explique pas pourquoi les individus de la deuxième cohorte de printemps sont plus petits que ceux de la première cohorte de printemps, alors que leur développement larvaire a été plus long (trente semaines au lieu de vingt-sept) (fig. 8). Cependant, on compare dans ce cas deux populations qui ne répondent peut-être pas de façon homogène aux facteurs du milieu, tout au moins en ce qui concerne leur développement larvaire et la biométrie des adultes. En outre, il faut remarquer qu'il y a bien diminution de taille de la première cohorte de printemps à la

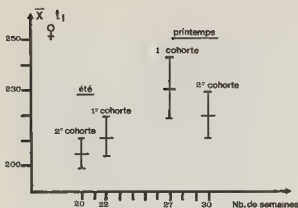


FIG. 8. — Variations de la moyenne des valeurs de t_1 (exprimées en unités micrométriques) en fonction de la durée du développement larvaire chez *Leptosciara autumnalis*.

première d'été et de même pour la deuxième cohorte (fig. 6 b).

Il est tout aussi intéressant de faire la relation entre le *sex-ratio* et la biométrie des adultes, et particulièrement celle des femelles, à chaque cohorte; il apparaît en effet qu'aux femelles de grande taille (première cohorte de printemps) correspond la plus forte proportion de ce sexe (fig. 9), et que pour l'ensemble des cohortes les variations de biométrie et de *sex-ratio* sont parallèles.

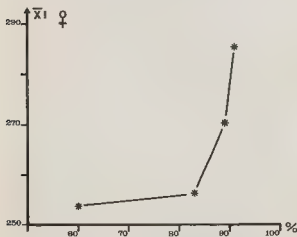


FIG. 9. — Relation entre le pourcentage des femelles émergées et leur taille (exprimée en unités micrométriques) au cours des périodes d'émergences.

Pour *C. tetrachaeta*, les variations biométriques inverses entre mâles et femelles laissent supposer que les facteurs du milieu peuvent intervenir différemment selon le sexe au cours du développement larvaire sur la taille des adultes.

CONCLUSION

De cette étude, il apparaît que les émergences des Sciarides et Chironomides présentent une variabilité de certains paramètres caractéristiques. Nous avons montré que la forme unimodale ou bimodale, est un élément important probablement propre à chaque population. Le nombre de générations annuelles varie de deux à trois chez les Sciarides selon les espèces et ne dépend pas du type de lande considéré. La distribution temporelle des fréquences suit une courbe de type gaussien. Le *sex-ratio* semble caractéristique de l'espèce malgré ses fluctuations d'une période d'émergences à l'autre et même au cours d'une émergence. La biométrie des imagos révèle une variation de leur taille entre les émergences de printemps et celles d'été en relation avec la durée du développement larvaire; en outre, chez *C. tetrachaeta*, nous avons mis en évidence une évolution inverse de la taille des mâles et des femelles au cours des différentes périodes d'émergences.

La variabilité de ces différents paramètres pourrait être due à des modulations par les facteurs du milieu (thermiques, hydriques et photopériodiques) qui influenceraient ainsi les effectifs et la biométrie des adultes en intervenant sur les populations larvaires (mortalité des larves et durée des stades). Le potentiel reproducteur des femelles, fonction des conditions thermiques influençant le développement larvaire (COHET, 1973), est-il seul en cause pour expliquer une réduction des effectifs d'une génération? Il est probable que ces facteurs thermiques jouent aussi un rôle non négligeable sur le taux de survie des larves. Ainsi, nous avons constaté que la population de *L. autumnalis* est plus faible sur la pelouse à *Agrostis* qu'en lande littorale mésophile,

et l'on a pu noter la disparition d'une période d'émergences. Dans ce cas particulier et d'une façon générale chez les Sciarides, un autre facteur d'ordre trophique, à savoir la quantité et la qualité de la matière organique disponible, serait primordial pour interpréter ces variations d'effectifs d'une même espèce d'un type de lande à l'autre.

A court terme, la forme de l'émergence va elle aussi dépendre de facteurs du milieu dans ses détails au cours de l'émergence; comme cela a été démontré chez *Limnophyes pusillus* à Kerguelen (*op. cit.*), certaines fluctuations enregistrées au cours de l'émergence de *Smittia* sp. sont des réponses plus directes à des variations météorologiques.

En réalité, ce que l'on constate et analyse au niveau de la forme globale des émergences peut être interprété comme le bilan des événements antérieurs. Par le fait que l'extraction des larves de *Leptosciara autumnalis* de la litière par les procédés habituels en biologie du sol (Berlèse, flottation, Baermann) est totalement inefficace pour cette espèce, la structure des populations larvaires est encore inconnue. Elle permettrait pourtant de mieux comprendre la bimodalité des émergences que nous avons mise en évidence. En effet, la question se pose de savoir si les deux bouffées d'émergences obtenues à chaque génération sont réellement indépendantes et si elles se retrouvent dans la structure des populations larvaires. Une autre hypothèse à envisager serait aussi que la population larvaire soit à un certain moment scindée en deux par l'intervention d'un facteur, bloquant ainsi à un stade le développement d'une partie du stock larvaire et tendant donc à isoler deux groupes appartenant à la même population, sans pour autant éliminer le brassage des adultes de chaque groupe au moment des émergences.

Enfin, la mise au point d'un élevage de Sciarides nous permettra de vérifier si effectivement les espèces étudiées sont « monogéniques » ou « digéniques » (cf. STEFFAN, *op. cit.*) et de mieux comprendre ainsi les particularités du *sex-ratio* constatées chez *L. autumnalis* notamment.

REFERENCES

- BAILLIOT (S.), 1975. — Etude des mécanismes éco-éthologiques de l'émergence chez quelques Diptères Chironomide et Sciaride des landes armoricaines. Thèse de Doctorat 3^e cycle, Université de Rennes.
- BAILLIOT (S.), DELETTRE (Y.), 1972. — Contribution à l'étude écologique des Diptères à larves édaphiques. Approche méthodologique. D.E.A. Biologie animale, Université de Rennes.
- COHET (Y.), 1973. — Réduction de la fécondité et du potentiel reproducteur de la *Drosophila* adulte consécutive au développement larvaire à basse température. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 277 (19 novembre 1973), série D, 2227-2230.
- CORBET (P.S.) and DANKS (H.V.), 1973. — Seasonal emergence and activity of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in a high-arctic locality. *Can. Ent.*, 105, 837-872.
- DELETTRE (Y.), 1975. — Eléments de la dynamique d'une population de *Parasmittia* sp. *carinata* Strenzke *affinis* (Diptera: Chironomidae) dans une formation pionnière de la lande armoricaine. Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université de Rennes.
- HARPER (P.P.), 1971. — Life histories of *Nemouridae* and *Leuctridae* in Southern Ontario (Plecoptera). *Hydrobiologia*, 41, 3, 309-356, 1973.
- HEALY (M.J.R.), 1962. — Some basic statistical techniques in soil zoology. In *Murphy's Progress in soil zoology*, 3-9.
- NEVEU (A.), 1972. — Variations biométriques saisonnières chez les adultes de quelques espèces de *Simuliidae* (Diptera, Nematocera). *Arch. Zool. exp. gen.*, 114, 261-270, 1973.
- STEFFAN (W.A.), 1974. — Laboratory studies and ecological notes on Hawaiian Sciaridae (Diptera). *Pacific Insects*, 16 (1), 41-50, 20 February 1974.
- STRENZKE, 1950. — Systematik, Morphologie und Ökologie der terrestrischen Chironomiden. *Arch. Hydrobiol.*, 18, 204-414.
- TREHN (P.), BAILLIOT (S.), DELETTRE (Y.), 1975. — Introduction à la dynamique des populations de Diptères dans les sols de la lande rase armoricaine de la région de Paimpont. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12 (1), 101-112.
- TREHN (P.), DELETTRE (Y.), 1976. — Aspects originaux de la biologie et de l'écologie de *Limnophyes pusillus* Eaton à Kerguelen. *C.N.F.R.A.*, n° 41, 73-84.

CARACTÉRISATION ÉCOLOGIQUE DE QUATRE FORMATIONS PIONNIÈRES DE LA LANDE ARMORICAINE

par A. BELLIDO, S. DELEPORTE-BAILLIOT, Y.R. DELETTRE

ERA 798 CNRS

Université de Rennes I, Station Biologique de Paimpont F-35380 Plélan-le-Grand (France)

RÉSUMÉ

Quatre types de formations pionnières de la lande armoricaine sont comparés du point de vue mésologique, botanique et faunistique. Bien que confirmant l'appartenance de ces stations à un même ensemble, l'analyse précise des peuplements arthropodiens révèle des « réponses » différentes entre les peuplements de Diptères Sciaridae et Chironomidae, et celui des Acariens Oribates, vis-à-vis des caractères mésologiques.

MOTS-CLÉS : Peuplements — Diptera, Sciaridae, Chironomidae — Acari, Oribatei — Landes, formations pionnières — Similarité, coefficient d'affinité.

INTRODUCTION

Ce travail constitue une présentation des recherches en cours, menées par l'Equipe de Biologie du Sol de la Station Biologique de Paimpont.

Les travaux antérieurs (TREHEN P., BAILLIOT S., DELETTRE Y., 1975; DELETTRE, 1976; BELLIDO, 1979) ayant montré l'importance, dans le fonctionnement des formations pionnières de la lande, des Diptères Sciarides et Chironomides ainsi que des Acariens Oribates, il est apparu nécessaire de caractériser divers stades évolutifs appartenant à ce type de formations. Nous avons fondé notre analyse, d'une part sur des critères « stationnels » (botaniques et méso-

SUMMARY

Abiotic (temperature, soil moisture and depth, hygrometry) and biotic (floristic and fauna) features of four early-stage heathlands are investigated and compared. These four sites are shown to come from the same entity. But a precise analysis of arthropod populations points out differential influences of abiotic features on two Diptera (Sciaridae and Chironomidae) and a mite (Oribatei) populations.

logiques), d'autre part sur des critères faunistiques : abondance et composition spécifique des groupes dominants.

Cette étude s'est limitée à dénombrer les espèces présentes alors que leur identification précise est actuellement en cours de réalisation.

MATÉRIEL — MÉTHODES

L'enregistrement des températures est réalisé en continu par deux sondes, l'une placée dans la végétation, l'autre au contact sol-végétation. L'humidité actuelle est évaluée par pesée d'échantillons de sol.

Le piégeage des imagos de Diptères est effectué de manière continue à l'aide de nasses d'émergence pendant une durée d'un an. Le peuplement oribatologique est estimé par prélèvements de sol et extraction à l'appareil de TULLGREN; cinq périodes d'échantillonnage ont été retenues : 26 octobre et 2 décembre 1977, 18 avril, 11 septembre et 6 décembre 1978.

I. — CARACTÉRISTIQUES BOTANIKES ET MÉSOLOGIQUES DES STATIONS

Les quatre stations étudiées sont établies sur le même substrat géologique, constitué de schistes rouges cambriens.

A. CARACTÈRES BOTANIKES ET PÉDOLOGIQUES.

1°) Station PA₁.

Elle est établie sur une faible pente orientée N-E; le sol est un ranker de profil A/C, de 12 à 15 cm d'épaisseur. La végétation est constituée principalement par : *Agrostis setacea* Curt., *Festuca trachyphylla* (Hack) emend. Huon, *Cladonia impexa* Harm., *Scilla autumnalis* L., *Pedicularis sylvatica* L., *Polygala serpyllacea* Weihe, *Erica cinerea* L.; la strate muscino-lichénique est rase (5-8 cm) et forme un feutrage dense.

Cette station est maintenue artificiellement à pF 3 par un système d'arrosage.

2°) Station PA₁ bis.

Elle présente des caractères proches de la station précédente. Notons toutefois la présence de *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Rabenh. = *C. sylvatica* Auct. en mélange avec *C. impexa* Harm.; le sol est un peu moins épais (9 à 10,5 cm).

3°) Station PA₃.

Elle est orientée à l'Ouest, sur une pente faible; le sol est très peu épais (inférieur à 0,5 cm); la végétation, clairsemée, est dominée par *Sedum anglicum* Huds. en mélange avec plusieurs espèces de *Cladonia* dont certaines sont typiques des lieux secs : *C. chlorophaea* (Slk. ex Sommer) Streng., *C. macilenia* (L.) Hoffm., *C. furcata* (Huds.) Shrad.; *C. mitis* Sandst. Fétuque et *Agrostis* sont pratiquement absents, sauf en bordure.

4°) Station PA₄.

Elle est sur une pente orientée O-N-O un peu plus accentuée que les précédentes. La végétation, constituée principalement de *Sedum anglicum* et *Cladonia* sp., présente l'aspect d'une « micromosaïque » de plages homogènes de l'une ou l'autre espèce, juxtaposées à des plages où celles-ci sont intimement mêlées. On note la dominance de *Cladonia impexa* dans les zones homogènes de lichen où l'épaisseur de sol varie de 2 à 5 cm, alors que *C. mitis* domine dans les zones de mélange *Sedum*-lichen, où l'épaisseur moyenne du sol ne dépasse pas 1 cm.

B. CARACTÈRES MICRO-CLIMATIQUES.

Toutes les stations sont caractérisées par de fortes amplitudes thermiques (fig. 2). On note des écarts de moindre importance au contact du sol (niveau b) que dans la végétation elle-même (niveau a) et des amplitudes inversement proportionnelles à l'épaisseur de la végétation et à la profondeur du sol. La relation entre le facteur hydrique et la température apparaît nettement dans la zone PA₁ maintenue à pF bas, et dans laquelle les variations thermiques sont les plus tamponnées.

Le régime hydrique des 3 autres stations est en revanche très contrasté (fig. 3). On distingue en effet :

a) un régime hivernal, pendant lequel la teneur en eau du substrat reste élevée. Le sol présente fréquem-

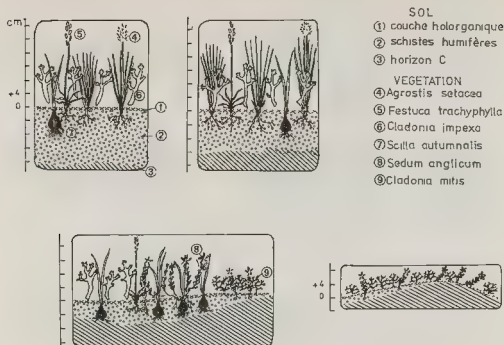


FIG. 1. — Représentation schématique des principales caractéristiques des quatre stations étudiées (épaisseur du sol, végétation).

ment un excès d'eau : les organismes y sont donc soumis à des conditions pratiquement aquatiques;

b) un régime estival caractérisé par une sécheresse intense, le potentiel hydrique pouvant dépasser pF 6;

c) un régime de transition, printanier et automnal, pendant lequel la teneur en eau évolue rapidement (DELETTRE Y., 1976; DELETTRE Y., BAILLIOT S., 1977; BELLIDO A., 1979).

En résumé, si les 4 stations étudiées correspondent bien aux critères qui définissent les formations pionnières : faible épaisseur du sol, conditions mésologiques extrêmes, elles se distinguent néanmoins les unes des autres par des différences importantes dans l'épaisseur du sol et par des variations dans la composition floristique, qui en dépendent en grande partie.

II. — CARACTÉRISATION FAUNISTIQUE DES STATIONS

A. DÉFINITION DES PEUPLEMENTS.

La notion de peuplement recouvre ici les espèces identifiées appartenant aux Diptères *Sciaridae*, *Chironomidae*, ainsi qu'aux Acariens Oribates. La représentation de leurs abondances relatives (fig. 4) montre suivant les stations une très grande variation dont il convient de faire une étude analytique par famille.

— Huit espèces de *Sciaridae* ont été identifiées, dont quatre sont communes à l'ensemble des stations. Leurs effectifs y sont notables, toutefois parmi elles, *Phyxiopsis sp. abieticola* (Frey) aff. et *Bradysia*

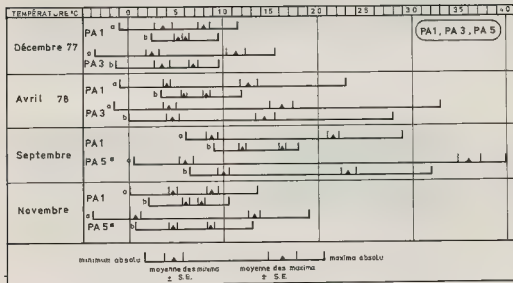
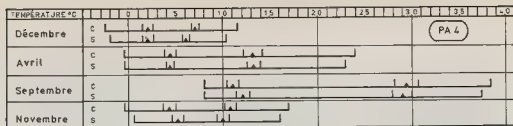


FIG. 2. — Amplitudes thermiques enregistrées dans la végétation (a) et au contact sol-végétation (b) sur les différentes stations.

(PA₅ est la zone équivalente à PA₄b).

PA : C : zone à *Cladonia*; S : zone à *Sedum*.

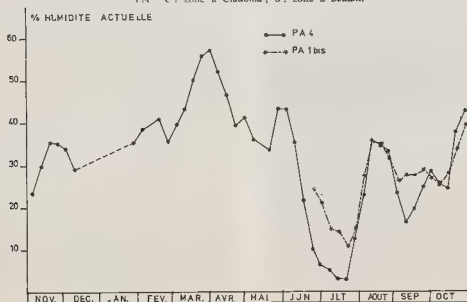


FIG. 3. — Variations de la teneur en eau du sol au cours du cycle annuel sur les stations PA₄ et PA₁bis.

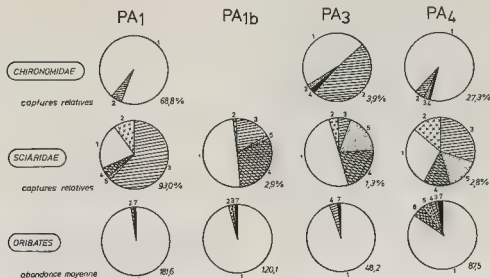


FIG. 4. — Abondances relatives de 3 groupes zoologiques sur l'ensemble de la période de piégeage.

Chironomides : 1. *Smittia* sp., 2. *S. pratorum*, 3. *Pseudosmittia* sp., 4. *Bryophacnociadus* sp.
 Sciarides : 1. *Bradyia mutabilis*, 2. *Leptosciara autumnalis*, 3. *Phyxiopsis abieticola*, 4. *Platiosciara nobilis*, 5. autres espèces ;

Acaris Oribates : 1. *Carabodes willmanni*, 2. *Oppia* sp. I, 3. *Chamobates schützi*, 4. *Tectocephus velatus*, 5. *Trimalaconothrus* sp., 6. *Trhypochthonus* sp., 7. autres Oribates.

(*praecox*) *mutabilis* (Ldf, Frey) possèdent respectivement un coefficient de dominance de 63 % et 23 % calculé sur l'ensemble des captures.

La diversité des peuplements est sensible par la présence-absence des espèces ainsi que par leurs abondances relatives. Ainsi la station PA₁ contient les huit espèces de *Sciariidae* mais elle représente aussi 93 % de la totalité des émergences. Par ailleurs, notons sept espèces en PA₄ (2,8 % des émergences), cinq espèces en PA₁ bis (2,9 %) et en PA₃ (1,3 % des émergences).

— Quatre espèces de Chironomides ont été identifiées dont une, *Smittia* sp., représente à elle seule 93 % des captures totales, alors que la seconde, *Smittia pratorum*, ne représente par les effectifs que 6,4 % des captures. Leur identification n'est pas actuellement encore parfaitement sûre ; toutefois, elles appartiennent toutes deux au genre *Smittia* (1). Les

Pseudosmittia sp., sont beaucoup plus rares et ne regroupent que 0,1 % des individus capturés. Ces Chironomides sont diversement représentés ; ainsi, les quatre espèces ont été trouvées dans deux stations, PA₃ (3,9 % des émergences) et PA₄ (27,3 %), alors que PA₁ (68,8 % des émergences) ne compte que les deux espèces les plus abondantes.

— Le peuplement oribatologique est très nettement le plus diversifié puisque 24 espèces y sont distinguées, dont l'une *Carabodes willmanni* Bernini 1975 possède un coefficient de dominance de 93 %. Cinq autres espèces représentent par leurs effectifs cumulés un coefficient de dominance de 5,9 % alors que les 18 autres ne représentent que 1,1 %.

C. willmanni est commune à toutes les stations prospectées de même que *Chamobates schützi* et *Tectocephus velatus*. Une estimation de la caractéristique des peuplements montre une grande parenté entre les quatre stations du point de vue de la répartition des espèces. Toutefois, cette parenté s'oppose à

une grande variabilité des effectifs dénombrés, 92 000 individus/m² en PA₁ contre 2.400 en PA₃.

La diversité spécifique est une approche qui généralement donne des compléments intéressants aux évaluations d'abondance d'espèces dans un peuplement. Il est évident que la signification de l'indice est fonction du nombre total d'espèces prises en compte dans chaque groupe taxonomique. Les résultats obtenus (tableau I) avec l'indice de Shannon et Weaver montrent une variation des valeurs d'une station à l'autre qui n'est pas de même nature suivant que l'on choisisse les Sciarides, les Chironomides ou les Oribates. Cet indice atteint sa valeur la plus faible en PA₁ dans les trois cas, mais sa valeur est maximale en PA₃ pour les Chironomides et en PA₄ pour les deux autres groupes.

TABLEAU I
Indice de diversité de SHANNON et WEAVER

Stations Groupes	PA ₁	PA _{1b}	PA ₃	PA ₄
Sciaridae	1,51	1,59	1,93	2,41
Chironomidae	0,25	-	1,15	0,34
Oribatida	0,22	0,34	0,38	0,93

Afin de mettre en évidence une affinité cénotique entre les stations, nous avons utilisé le coefficient de similarité de Sørensen et un mode de représentation par dendrogramme (LEGENDRE L. et P., 1979). Le calcul de ce coefficient est basé sur la présence-absence (double absence exclue) des caractères mésologiques, floristiques et faunistiques (appelés descripteurs) de chaque station. Le dendrogramme obtenu en prenant en compte l'ensemble des descripteurs (fig. 5a) montre que les stations se répartissent en deux groupes :

- PA₁ et PA_{1b} bis : similarité de 65 %
- PA₃ et PA₄ : similarité de 72,5 %.

Ces deux groupes sont eux-mêmes étroitement associés avec une valeur du coefficient de Sørensen proche de 50 %.



FIG. 5. — Dendrogrammes (à bords complets) du coefficient de similarité de Sørensen calculé sur l'ensemble des descripteurs (a), sur les caractères mésologiques et floristiques (b) et sur les descripteurs faunistiques (c).

Si l'on ne tient compte que des caractères mésologiques et floristiques, la distinction entre les deux groupes apparaît plus nettement : le lien ne s'établit qu'à 13 % de similarité alors que chaque groupe est constitué à un niveau voisin de 85 %.

La convergence observée au niveau faunistique global entre les deux groupes de stations doit cependant être modulée. En effet, l'utilisation du coefficient de corrélation de Bravais-Pearson (tableau II) montre que les corrélations entre ces stations varient considérablement selon le groupe zoologique considéré.

— Le groupe des Oribates, considéré dans sa totalité, met en évidence une forte corrélation (supérieure à 95 %) entre toutes les stations. Ce fait résulte de la forte dominance uniforme de *Carabodes willmanni* (supérieure à 90 %) dans chacune d'elles. Si l'on ne tient pas compte de *C. willmanni* dans le calcul du coefficient de Bravais-Pearson, la corrélation est alors significativement positive entre PA₁ et PA_{1b} bis (+ 0,85), alors qu'elle ne l'est pas entre PA₃ et PA₄ (+ 0,23).

— Pour les Diptères Sciarides et Chironomides, les meilleures corrélations sont obtenues entre PA₁ et PA₄ et entre PA_{1b} bis et PA₃, ce qui est en con-

TABLEAU II-
Coefficient de BRAVAIS-PEARSON

Stations		PA ₁	PA ₁ b	PA ₃
PA ₁ b	Sc.	+ 0,35		
	Ch.	-		
	Or1	+ 0,999 ***		
	Or2	+ 0,859 ***		
PA ₃	Sc.	+ 0,11	+ 0,88 **	
	Ch.	+ 0,551	-	
	Or1	+ 0,999 ***	+ 0,998 ***	
	Or2	- 0,07	- 0,093	
PA ₄	Sc.	+ 0,83 *	+ 0,71	+ 0,59
	Ch.	+ 1,000 ***	-	+ 0,558
	Or1	+ 0,997 ***	+ 0,997 ***	+ 0,996 ***
	Or2	+ 0,104	- 0,058	+ 0,229

Sc: Sciarides

Ch: Chironomides

Or1: Oribates: peuplement global

Or2: Oribates sans *C. willmanni*.

tradition avec les groupements établis par la méthode des dendrogrammes.

En résumé, la forte dominance de *Carabodes willmanni*, qui contribue à uniformiser le peuplement oribatologique des quatre stations, peut s'expliquer par la présence de *Cladonia* sur l'ensemble de ces formations pionnières: *C. willmanni* est en effet connu comme espèce lichénophage (BELLIDO, *op. cit.*).

Toutefois, le reste du peuplement oribatologique révèle une corrélation particulière entre les deux stations qui se caractérisent par un sol relativement épais (PA₁ et PA₁ bis).

En revanche, les corrélations obtenues en utilisant les Diptères ne peuvent s'expliquer par aucun des critères mésologiques ni floristiques retenus dans la définition des stations

B. PHÉNOLOGIE DES PEUPELEMENTS.

Chez les Diptères, l'un des moyens les plus sûrs de connaître la phénologie des peuplements est de localiser la période d'émergences de chaque espèce.

Chez les Sciarides, la distribution temporelle de l'émergence suit habituellement une loi gaussienne (DELEPORTE-BAILLIOT S., 1980; DUCROTOY, 1976). Le nombre de « pics d'émergences » est variable de 2 à 3 selon les espèces et ils se répartissent principalement en mars-avril, juin-juillet et septembre-octobre (fig. 6). Malgré des effectifs plus réduits en PA₁ bis, PA₃ et PA₄, la succession des espèces y est la même qu'en PA₁, cependant les émergences en PA₁ commencent un peu plus tôt et s'achèvent plus tard que sur les trois autres stations.

Chez les Chironomides, l'allure des émergences suit généralement une progression plus irrégulière. Il existe sur l'ensemble des stations deux périodes d'émergences; la première a lieu en automne (octobre à décembre) et concerne deux espèces: *Smittia*

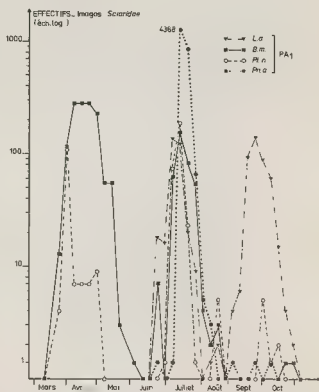


FIG. 6. — Émergences des quatre principales espèces de Sciarides sur la station PA₁ (N/m²/15 jours): *L. autumnalis* (L.a.), *B. mutabilis* (B.m.), *P. nobilis* (P.n.), *P. abieticola* (P.a.).

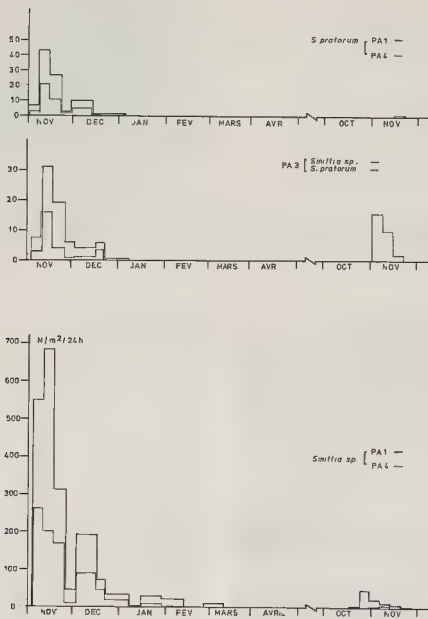


FIG. 7. — Emergences des deux principales espèces de Chironomides sur trois stations ($N/m^2/24 h$).

sp. et *S. pratorum* (fig. 7). La mue imaginale intervient lors de la réhumectation du substrat associée aux pluies automnales et à la chute des températures. La seconde période se situe au printemps (mars-avril)

pour les deux autres espèces : *Bryophaenocladus sp.* et *Pseudosmittia sp.* Cette période vernale est caractérisée par une forte teneur en eau du sol et une élévation progressive des températures.

CONCLUSION

L'opposition constatée entre Oribates et Diptères traduit leurs exigences différentes vis à vis des facteurs du milieu. Ainsi les descripteurs « Oribates » apparaissent en conformité avec les descripteurs mésologiques et floristiques, contrairement aux Diptères. Cette contradiction résulte vraisemblablement d'une insuffisante prise en compte des caractères mésologiques déterminants pour la biologie de ce groupe (par exemple, teneur en matière organique disponible).

Il n'en demeure pas moins que les analyses pratiquées mettent en évidence une forte similarité entre toutes ces stations, à un niveau global de description. Ceci légitime le classement de ces zones parmi les formations pionnières et autorise une étude comparative plus détaillée de ces stations, étude qui nous permettra de mieux cerner le fonctionnement de ces écosystèmes à moduler en fonction des particularités de chaque station ou des groupes zoologiques.

REMERCIEMENTS.

Nous remercions très vivement P. TRÉHEN, Directeur scientifique de l'Equipe Biologie du Sol, pour les conseils et critiques constructives qu'il a bien voulu nous prodiguer au cours de la rédaction de ce travail. Nous exprimons notre reconnaissance à J.C. MASSÉ pour la détermination des lichens.

BIBLIOGRAPHIE

- TREHEN (P.), BAILLIOT (S.), DELETTRE (Y.), 1975. — Introduction à la dynamique des populations de Diptères dans les sols de la lande rase armoricaine de la région de Paimpont. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **12** (1), 101-112.
- BAILLIOT (S.), 1975. — Etude des mécanismes éco-éthologiques de l'émergence chez quelques Diptères Chironomides et Sciarides des landes armoricaines. Thèse Doctorat 3^e cycle, Université de Rennes.
- BELLIDO (A.), 1979. — Ecologie de *Carabodes willmanni* Bernini 1975 (Acari, Oribatei) dans les formations pionnières de la lande armoricaine. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **16** (2), 195-218.
- DELEPORTE-BAILLIOT (S.), 1980. — Caractéristiques de l'émergence de quelques Diptères Sciarides et Chironomides des landes armoricaines. *Bull. Soc. Ecol.*, **11** (3).
- DELETTRE (Y.R.), 1976. — Contribution à l'étude des populations larvaires de *Parasmittia* sp. *carinata* Strenzke aff. (*Diptera*, *Chironomidae*) dans une formation pionnière de la lande armoricaine. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **13** (4), 579-594.
- DELETTRE (Y.R.), BAILLIOT (S.), 1977. — Sur la résistance de larves de Chironomidae Orthoclaadiinae à l'assèchement du sol. *C.R. Acad. Sc., Paris*, **284**, Sér. D, 1717-1719.
- DUCROTOY (J.P.), 1976. — Stratégies démographiques des populations de Chironomides (Diptères) d'une mare semi-permanente du massif forestier de Paimpont (Ille-et-Vilaine). Thèse Doctorat 3^e cycle, Station Biologique de Paimpont, Université François-Rabelais, Tours.
- LEGENDRE (L.), LEGENDRE (P.), 1979. — Ecologie numérique. I : Le traitement multiple des données écologiques. II : La structure des données écologiques. Masson Ed
- PINDER (L.C.V.), 1978. — A key to adult males of the British Chironomidae (Diptera), the non-biting midges. Vol. 1, vol. 2. Freshwater Biological Association, Scientific Publication n° 37.

ADAPTATIONS SPATIO-TEMPORELLES DE CHIRONOMIDES (INSECTES : DIPTÈRES) DANS UN HABITAT SEMI-PERMANENT DU MASSIF DE PAIMPONT (I. & V.)

par J.P. DUCROTOY

Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand, France

Les travaux antérieurs à la présente étude, menés à la Station Biologique de Paimpont, ont montré que certains Diptères édaphiques (*Empididae*, *Sciaridae*, *Chironomidae*) présentent une véritable phase « aquatique » (géohydrobiontes) dans des milieux xérophiles, quand le sol est saturé d'eau.

TREHEN (1971) a posé le problème et montré l'importance des variations saisonnières des facteurs édaphiques et microclimatiques sur les larves d'Empidides (Diptères) vivant dans des sols ressuyés (pF 2,5) à la limite de l'eau libre. A une zonation spatiale se superpose une succession chronologique des émergences liée aux variations de la température au cours des saisons et des états hydriques du sol.

BAILLIOT (1975) a étudié les caractéristiques spatio-temporelles des émergences, de leur « pattern » et du sex-ratio des Sciarides (Diptères) de trois types de landes. Ce travail a montré le rôle complémentaire de facteurs caractéristiques propres à l'espèce, et aussi d'une hétérogénéité permettant le maintien d'une population dans des conditions différentes.

DELETTRE (1975) a mis en évidence l'importance des facteurs hydriques sur l'évolution des populations larvaires et imaginaires de *Smittia* sp. (*Chironomidae*, *Orthocladiinae*) sur une lande pionnière muscino-lichénique.

TREHEN & DELETTRE (1976) ont fait ressortir l'importance des conditions périodiques indépendamment de la photopériode à Kerguelen (T.A.A.F.) pour un autre Orthocladiiné : *Limnophyes pusillus*.

L'existence d'une phase proprement « aquatique » pour des insectes peuplant des milieux réputés secs ou très fluctuants nous a amenés à préciser les modalités d'adaptation d'animaux subissant des conditions drastiques quant à la dynamique de l'eau (DUCROTOY, 1976). Ainsi nous posons le problème du renouvellement des populations dans un milieu temporaire. Ce besoin d'un milieu pionnier offrant un régime hydrique bien marqué nous a poussé à rechercher une mare qui s'assèche en été, peuplée d'insectes dont les exigences sont connues pour être très variées dans le même groupe taxonomique : les Chironomides.

I. — STATION ET MÉTHODES D'ÉTUDE

1. DESCRIPTION DE LA STATION.

La mare s'étend au fond d'une carrière désaffectée depuis 1959. Les parois de cette carrière limitent un habitat aquatique très fermé que nous ne saurions

pourtant considérer comme parfaitement isolé des autres pièces et cours d'eau voisins, ni de la lande boisée environnante.

La nappe d'eau, comparable par plusieurs aspects aux flaques liées à la pluviométrie, atteint 31 m dans sa plus grande dimension et 0,24 m de profondeur en hiver. En général, on observe pendant l'été un assèchement complet (fig. 1).

Le substrat meuble, épais seulement de 3 à 8 cm, constitué de limon très fin, repose directement sur la roche mère. Les larves ne pourront ainsi migrer profondément et échapper aux investigations.

Les autres facteurs mésologiques étudiés (pluviométrie, températures, hygrométrie, ensoleillement) et les caractéristiques physico-chimiques de l'eau et du substrat, permettent de distinguer, concurremment avec les variations des niveaux d'eau, 4 phases saisonnières qui seront à rapporter à l'étude des cycles biologiques :

- régime hivernal : phase aquatique
- automne et printemps : phase humide
- régime estival : phase terrestre.

Les caractéristiques concernant la phase hivernale sont conditionnées par l'importance relative de la nappe d'eau (évaluée à 34 000 litres pour 310 m²), liée à une forte pluviosité.

Malgré le froid ambiant et la faible profondeur, la température atteint rarement 0 °C au niveau de l'interface substrat-eau. Durant cette période, la teneur en oxygène se maintient à un haut niveau (toujours plus de 75 % à saturation), les valeurs de la concentration ionique restant toujours basses.

Au printemps, s'opère le retrait (fin mai), d'abord lent, de la flaque. L'évaporation provoque d'importantes modifications des caractéristiques de l'eau : minéralisation sensiblement croissante, chute de la teneur en oxygène accentuée, abondance de matière organique allochtone.

En été, on assiste au retrait complet de l'eau libre; les conditions de vie édaphique s'installent. Exceptionnellement, le point d'hygroscopie maximale peut être dépassé.

La remise en eau de l'automne (fin septembre) s'opère en quelques jours. La couche superficielle n'est pas reformée et la teneur en oxygène atteint 100 %. La reconstitution du périphyton de la couche superficielle demandera plusieurs semaines et attendra son plein développement vers le milieu de l'hiver.

A l'évolution temporelle se superpose une zonation spatiale due principalement aux retraits successifs de la nappe d'eau. A cette hétérogénéité horizontale s'ajoute une structuration verticale du substrat (présence de la couche superficielle).

2. MÉTHODES D'ÉTUDE DU PEUPLEMENT DIPTÉROLOGIQUE.

L'échantillonnage des larves et des imagos de Diptères Chironomides est basé sur la méthode des quadrats (VANNIER & CANCELA DA FONSECA, 1966; DANKS, 1971) : la mare est quadrillée en unités de 1 m².

a) *Echantillonnage des larves.*

Lors de chaque échantillonnage, 2 carottes de 4,5 cm de diamètre sont prélevées sur 4 unités de quadrats. Les 8 carottes ainsi récoltées couvrent une surface de 128 cm².

L'extraction des larves est réalisée dans un appareil de BAERMANN (extracteur dynamique en phase liquide).

b) *Echantillonnage des imagos.*

— *Nasses* : 10 nasses d'émergence pyramidales en toile de nylon noircies, à piluliers sans retour munis d'une bande engluée, couvrent une surface de 1 m².

— *Pièges colorés* : 4 pièges de Moericke (peinture Ripolin n° 514, jaune bouton d'or, longueur d'onde 580 nm) sont mis en place sur le quadrat 3 jours par semaine.

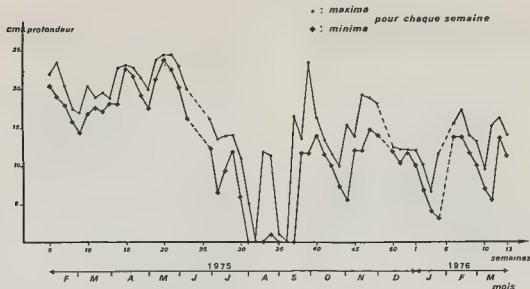


FIG. 1. — Evolution des niveaux d'eau au centre de la mare en centimètres.

— phase aquatique : octobre à mai,
— phase humide : mai à juillet et septembre-octobre,
— phase terrestre : août-septembre.

II. — LE PEUPELEMENT

Au cours du cycle annuel, se succèdent donc des habitats de types différents. Il nous a semblé intéressant d'étudier dans quelle mesure ce découpage pouvait être retrouvé au niveau des populations de Chironomides peuplant la mare. Nous avons reconnu trois catégories tout à fait schématiques parmi les 10 espèces capturées, selon les exigences reconnues pour les larves après une étude biogéographique (en préparation).

1) Espèces dites « aquatiques » : animaux dont la survie des larves est liée à la présence d'eau libre :

Macropelopia notata : crénobionte

Chaetocladius dentiforceps : typiquement crénobionte

Procladius crassinervis : potamobionte

Tanytarsus pallidicornis : potamobionte.

2) Espèces dites « amphibies » : larves pouvant poursuivre leur cycle de développement dans des boues simplement saturées en eau. La présence de ces espèces est cependant soumise à la présence d'eau libre pendant une période du cycle.

Psectrotanypus varius { typiques des milieux aqua-
Microspectra fusca { tiques temporaires.
Polypedium nubeculosum : eurytope.

3) Espèces dites « terrestres » : correspondant à des cycles biologiques non obligatoirement conditionnés par la présence d'eau libre; les larves apneustiques sont en fait des géohydrobiontes puisqu'elles se développent dans l'eau libre des sols et sont capables de résister aux périodes « sèches ».

Chironomus pseudothummi : paludicole et pseudo-édaphique

Limnophyes minimus : aussi bien marginal que terrestre

Parasmittia sp. *carinata* affinis : euédaphique.

Le travail expérimental et de terrain qui a été mené a eu pour but d'étudier les mécanismes de survie et de développement de populations *a priori* aussi différentes.

III. — PHÉNOLOGIE ET FORME DES ÉMERGENCES

Les émergences ne se produisent pas suivant le même déroulement temporel selon l'espèce envisagée : il existe une chronologie spécifique des émergences. Au maximum d'émergence correspond un pic auquel nous associerons 3 paramètres (CORBET & DANKS, 1973; BAILLIOT, 1975) :

- durée de chaque bouffée d'émergence,
- hauteur du pic,
- effectifs correspondant à l'étendue de chaque bouffée.

On peut calculer le coefficient *f* donné comme le rapport de l'effectif maximum observé pendant une semaine sur l'effectif théorique total de la bouffée d'émergence. La connaissance du sex-ratio, nombre de mâles par total de l'espèce, se révèle primordiale pour la compréhension du fonctionnement et du devenir des populations (cf. tableau).

NON DE L'ESPECE	<i>Psectrotanypus varius</i>	<i>Procladius crassinevris</i>	<i>Macropelopia notata</i>	<i>Chaetodactylus dentiforceps</i>	<i>Sclerophagus minimus</i>	<i>Parasmittia sp. carinata</i>	<i>Polypedilum malincolan</i>	<i>Chironomus pseudothumii</i>	<i>Micropeplus fuscus</i>	<i>Tingitana flaviventris</i>
Total = N / n^2	10	6	369	3480	841	1135	3872	534	4312	5640
Femelles	5	2	184	1745	798	1129	1884	230	1770	2862
Mâles	5	4	185	1735	43	6	1988	304	2542	2778
Sex-ratio mâles/totaux	0,50	0,67	0,50	0,50	0,05	0,01	0,51	0,57	0,59	0,49
t										
B ₁			-	0,22			0,48		0,16	0,31
B ₂			0,40	0,28			0,62		0,30	0,24
B ₃			0,39	0,62			0,61		0,25	0,31
B ₄			0,47	0,38			0,47		0,24	0,44

1) *Limnophyes minimus* et *Parasmittia sp. carinata* affinis (Orthocladiniés « édaphiques ») donnent des adultes pratiquement à tout moment de l'année (fig. 2).

S'il est impossible de reconnaître des pics bien marqués chez *Limnophyes minimus*, il apparaît une rythmicité dans le déroulement temporel des émergences d'environ 5 semaines pendant plusieurs mois.

Ces deux espèces sont les plus abondantes à la même période, et pendant l'été, au moment où les autres espèces ne donnent plus d'adultes, elles assurent la plus grande partie de leurs émergences en 10 semaines. Ces émergences étalées seront qualifiées de « lâches ».

Remarquons que c'est au moment où la mare s'assèche et où le substrat se présente sous forme de boue humide (juin à août) qu'il apparaît une bouffée d'émergence plus nette.

Ces deux espèces se distinguent en outre par un sex-ratio très nettement en faveur des femelles (0,05 et 0,01 %).

Des mâles de *Limnophyes minimus* apparaissent sporadiquement au début de chaque période d'émergence (hiver-été) pour atteindre un sex-ratio nul.

Les mâles de *Parasmittia sp. carinata* affinis ne sont présents dans les nasses qu'en automne dans des proportions toujours faibles (0,10 %). Au cours de la bouffée d'émergence estivale, nous observons 100 % de femelles.

2) La phénologie des autres espèces apparaît comme beaucoup plus stricte : on remarque des pics d'émergence marqués suivant une modalité « typée » au cours du temps.

Ces « phases » d'émergences se répartissent en une ou plusieurs périodes au cours du cycle annuel (fig. 2).

— une seule période d'émergence en régime hivernal pour :

Macropelopia notata

Psectrotanypus varius

Procladius crassinevris

Chironomus pseudothummi

Microspectra fusca

Tanytarsus pallidicornis

— deux périodes d'émergences annuelles distinctes pour :

Chaetocladius dentiforceps

Polypedium nubeculosum

en régime hivernal et automnal.

Chaque bouffée d'émergence de *Procladius crassinnervis* s'étale sur environ 7 à 9 semaines, avec un coefficient f de 0,39 à 0,47. Malgré les effectifs réduits de ce Tanyptodinae, on parlera d'émergences « groupées ». Les sex-ratio semblent en équilibre.

Seul *Polypedium nubeculosum* présente des pics d'émergence bien individualisés, les courbes ajustées ne se chevauchant pratiquement pas. La durée des bouffées d'émergences est courte et constante : de 6 à 8 semaines environ. Les courbes très leptokurtiques correspondent à un coefficient f élevé. D'après l'ensemble de ces caractéristiques, nous qualifierons ces émergences de « concentrées » ($0,47 \leq f \leq 0,62$).

Une espèce comme *Chaetocladius dentiforceps* se distingue par 4 bouffées d'émergences annuelles s'interpénétrant au cours du temps. Ce phénomène correspond à deux périodes d'émergence. Les deux bouffées hivernales durent chacune 13 semaines. La valeur numérique plus basse du coefficient f rend compte d'un étalement plus évident. A l'automne, la première bouffée ($f = 0,62$) s'avère plus concentrée. Nous qualifierons l'ensemble de ces émergences de « groupées ».

Les émergences automnales de *Polypedium nubeculosum* montrent une protandrie très nette pour un sex-ratio comparable à celui de *Chaetocladius dentiforceps* à la même saison.

Cette variation temporelle se calque sur la rythmicité des émergences : prépondérance des mâles au début de la bouffée (protandrie). Remarquons que ce sex-ratio en faveur des mâles au début du phénomène coïncide avec des fréquences faibles au niveau des captures. Au moment correspondant au pic

d'émergence, les effectifs de capture de femelles deviennent supérieurs aux captures de mâles.

3) Les émergences de *Microspectra fusca* et de *Tanytarsus pallidicornis* se déroulent lors de la même période :

— de 8 à 16 semaines pour *Microspectra fusca*

— de 8 à 15 semaines pour *Tanytarsus pallidicornis*.

Le coefficient f montre que l'étalement des émergences est en général marqué : de 0,16 à 0,30 pour *Microspectra fusca* et de 0,31 à 0,44 pour *Tanytarsus pallidicornis*. Nous qualifierons ces émergences d'« étalées ».

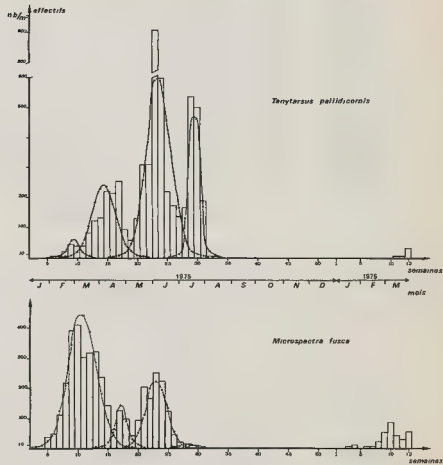
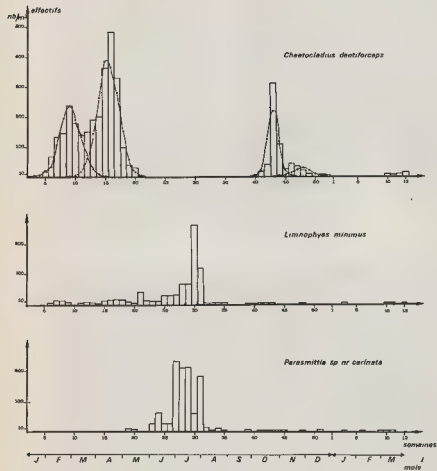
Alors que pour *Tanytarsus pallidicornis* les émergences sont d'abord en faveur des femelles, le sex-ratio demeure en faveur des mâles sur l'ensemble des émergences (0,59) pour *Microspectra fusca*. Pour cette espèce, on note une évolution du sex-ratio dont les variations sont à calquer sur les bouffées d'émergence.

IV.— INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

A partir des remarques précédentes effectuées sur les émergences des adultes, il est possible de faire ressortir des stratégies d'utilisation du milieu, différentes selon les espèces, à condition de ramener ces données aux facteurs mésologiques, à l'analyse démographique des populations larvaires et à l'évolution des populations adultes après émergence, à condition enfin de rappeler certains comportements tant des larves que des adultes.

1) Les larves de *Chaetocladius dentiforceps* disparaissent de notre échantillonnage pendant la phase estivale, contrairement à *Polypedium nubeculosum*. Rappelons que ces deux espèces présentent un déroulement temporel des émergences comparable, mais dont les formes sont distinctes.

La première, donnée comme typiquement crénobionte par les biogéographes, présente des émergen-



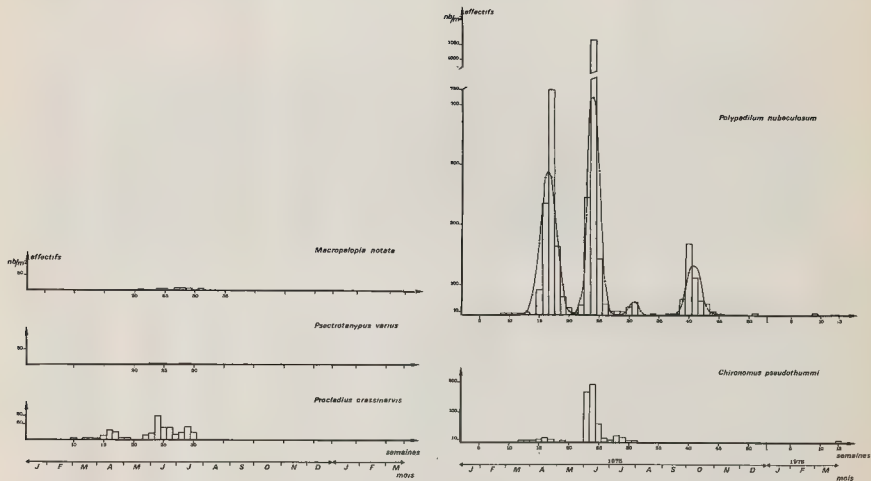


FIG. 2. Histogramme de fréquence des captures d'adultes dans les nasses d'émergence (10 nasses, soit 1 m²) par semaine de piégeage et courbe théorique ajustée

ces « groupées »; la deuxième, connue pour son ubiquité, présente des émergences « concentrées ».

Une bonne appréciation de l'activité est fournie par le dénombrement des larves ayant un tube digestif vide ou plein (DELETTRE, 1975). Une période d'activité trophique importante apparaît pendant les 5 premiers mois de l'année pour ces deux espèces, ainsi qu'après la remise en eau de la mare (fig. 3 et 4). D'autre part, les stades immatures de *Chaetocladius dentiforceps* disparaissent de notre échantillonnage de juin à août. Ce phénomène semble lié à la chute de la concentration en oxygène de l'eau en mai, au moment où le niveau d'eau commence à baisser. Ce fait est apparu clairement dans la table de survie établie pour cette espèce (DUCROTOY, 1976). Cette disparition est précédée d'une migration des larves en surface du substrat.

Les adultes apparaissent au moment où la mare est à son maximum en automne et en hiver, dès que les conditions extérieures deviennent moins sévères (température par exemple). Cette remarque cadre avec les données biogéographiques. *Chaetocladius dentiforceps* crénobionte typique sténo-oxybionte, se trouve dans les eaux froides (Europe Centrale, Baltique, Angleterre) (THIENEMANN, 1944, 1954).

Les résultats fournis par les pièges jaunes nous permettent de suggérer que la permanence de l'espèce dans le biotope étudié est liée à la recolonisation à l'automne par des femelles provenant de sources (90 % de femelles dans les pièges); les captures dans les pièges jaunes précèdent en effet de 2 semaines les premières émergences enregistrées dans les nasses.

Notre hypothèse est donc que cette espèce aux exigences strictes utilise la mare au moment où celle-ci lui est favorable, sans pouvoir y assurer sa pérennité.

Un phénomène comparable de recolonisation est à envisager pour *Parasmittia sp. carinata affinis* (1).

(1) L'analogie entre l'espèce *Parasmittia sp.* (capturée dans la mare) et l'espèce portant la même dénomination piégée sur la lande semble devoir être remise en cause. L'espèce de la lande appartierait plus vraisemblablement au genre *Smittia* (DELETTRE, com. pers.)

Sachant que dans la carrière, les émergences se produisent essentiellement au printemps et en été quand l'eau vient de se retirer et que le sex-ratio a tendance à s'équilibrer, on peut envisager un relai avec les biotopes voisins. La stratégie de production quasi exclusive des femelles ainsi que les émergences « lâches » de cette espèce traduisent probablement sa marginalité dans un habitat aquatique.

Polypedilum nubeculosum assure sa pérennité dans le biotope étudié au moins en partie, grâce à la présence de formes de résistance que nous avons attribuées à cette espèce.

Pendant la phase de non-activité, les larves migrent en profondeur dans le substrat qui devient rapidement compact. Cette espèce, contrairement à *Chaetocladius dentiforceps*, possède de l'hémoglobine pendant les stades larvaires, l'autorisant à survivre dans des milieux très pauvres en oxygène. Les émergences « concentrées » de *Polypedilum nubeculosum* peuvent être interprétées comme correspondant à une espèce opportuniste, connue pour son ubiquité (eurytpe, eurybathe) (SANDBERG, 1969; NIEDZWIECKI, 1974; KAZAK & DUSOGE, 1975).

Si nous choisissons une autre périodicité d'échantillonnage soit le relevé quotidien des pièges et non plus hebdomadaire, les fluctuations au jour le jour ne perturbent pas la forme générale de la courbe d'émergence (fig. 6). Une fois l'éclosion d'adultes lancée pour une cohorte, on pourrait dire que le phénomène est irréversible. Cela, rappelons-le, pour des effectifs importants sur peu de temps.

2) Au contraire, *Microspectra fusca* possède des émergences dites « étalées ». Il est intéressant de comparer la forme de la courbe semaine par semaine avec la courbe des émergences quotidiennes. Les variations jour après jour rendent la courbe générale difficilement reconnaissable. Un procédé statistique (Analyse factorielle des correspondances : A.N.A.F.A.C.) nous a indiqué que ces fluctuations sont directement liées et en priorité aux variations du niveau d'eau.

Nous avons donc élaboré un programme d'échantillonnage, ainsi que des expériences au laboratoire

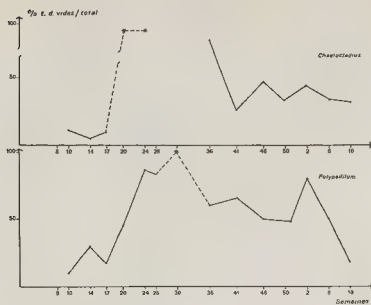


FIG. 3. — Pourcentage de tubes digestifs vides de larves de *Chaetocladius dentiforceps* et *Polypedilum nubeculosum* par rapport au total de l'espèce.

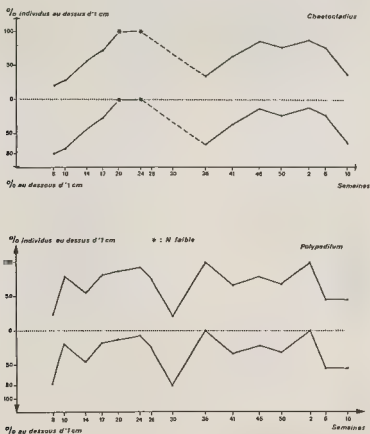
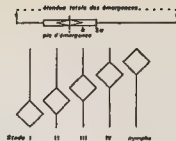


FIG. 4. — Migration spatiale des larves en profondeur dans le substrat. Pourcentage de larves au-dessus et au-dessous du niveau — 1 cm.

Etude démographique longitudinale
des populations larvaires de
Chaetocladus dentiforceps et de
Polypedium nubeculosum : pourcentage
relatif de chaque stade pour
chaque échantillon.



Les indications sur les émergences
sont une approximation du phéno-
mène.

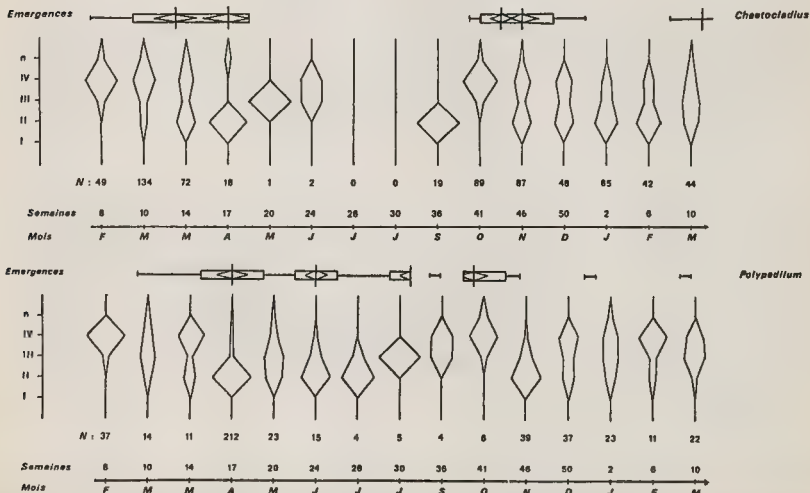


Fig. 5. — Etude démographique longitudinale des populations larvaires de *Chaetocladus dentiforceps* et de *Polypedium nubeculosum*. pourcentage relatif de chaque stade pour chaque échantillon.

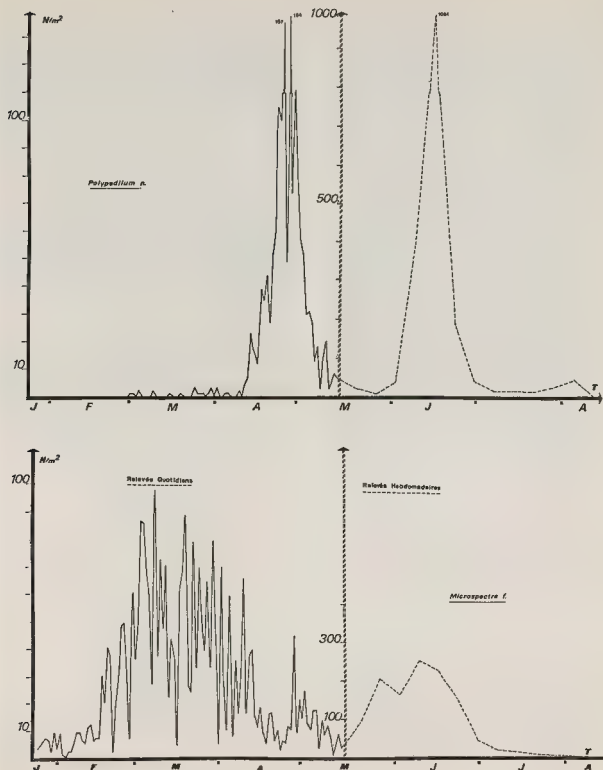


FIG. 6 — Fréquence des captures quotidiennes de *Polypedium nubeculosum* et *Microspectra fusca* (de janvier à mai), puis relevés hebdomadaires (de mai à août). Les données numériques sont ramenées à la même échelle.

susceptibles de nous permettre d'approfondir cette question.

En effet, après cartographie des constructions larvaires de *Microspectra fusca* et de *Tanytarsus pallidicornis*, il nous est apparu que les larves prêtes à se nymphoser se trouvaient sous une profondeur d'eau constante.

— Nous avons distingué trois zones de profondeur dans la mare et nous y avons adapté notre plan de répartition de nasses d'émergence :

- zone profonde qui ne s'assèche qu'en été;
- zone intermédiaire qui s'assèche même en dehors de l'été;
- zone périphérique qui n'est en eau que l'hiver.

Les émergences apparaissent principalement dans la périphérie, mais la deuxième bouffée est « tronquée » (fig. 7). Seule la zone intermédiaire présente une répartition normale presque parfaite. Notons qu'il existe une synchronisation d'une zone à l'autre

— Il nous a été possible de monter une expérience au laboratoire montrant les facultés des larves de stades II, III, IV à se déplacer en réponse aux fluctuations du niveau d'eau et de construire de nouveaux abris en forme de tube sous une profondeur d'eau constante.

Microspectra fusca, dont la forme des émergences est « étalée » est donc une espèce dont les larves peuvent adapter leur stratégie « au coup par coup », le facteur primordial étant ici la profondeur de la flaque d'eau. Dans la zone intermédiaire, qui représente une profondeur optimale, la forme des émergences moins perturbée traduit des réajustements moins fréquents.

Grâce à l'étude des émergences, nous avons pu caractériser chaque espèce. Nous avons vérifié qu'avec chaque type de « courbe d'émergence », il est possible, dans le biotope étudié, de faire cadrer un certain nombre de remarques, essentiellement la manière dont les larves répondent aux variations des facteurs mésologiques. L'étude des émergences nous a donc contraints à clarifier des problèmes non évidents de prime abord. La caractérisation par cette méthode d'une même espèce dans des habitats dif-

férents a mis en évidence des stratégies parfois inattendues (au niveau du sex-ratio par exemple). Les exemples choisis ici montrent en outre l'importance des études démographiques pour comprendre le fonctionnement de communautés vivantes. La classification biogéographique proposée au début de ce travail est en fait basée sur la faculté des larves à interrompre leur cycle de développement (c'est le cas de *Polypedilum nubeculosum*). Si elles n'en sont pas capables, leur présence est conditionnée par la recolonisation ultérieure par des femelles provenant d'habitats permanents voisins (c'est le cas de *Chaetocladius dentiforceps* et de *Parasmittia sp. carinata affinis*). Ces différents types de stratégies sont à rapporter aux facteurs mésologiques eux-mêmes liés à la rotation de la terre. Ces variations saisonnières ont donc valeur adaptative et elles apparaissent intégrées dans la forme globale de l'émergence.

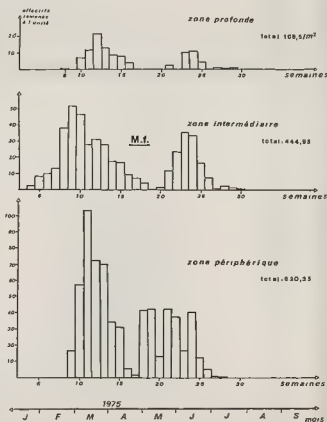


FIG. 7. — Fréquence des émergences de *Microspectra fusca* par zone.

Cependant, quelques facteurs apériodiques contraignent certaines espèces à développer de nouvelles stratégies pour conquérir de nouveaux habitats. Cette possibilité montre à quel point la diversité des paysages et de la topographie est importante dans l'estimation de la faune diptérologique des landes à Paimpont.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILLIOT (S.), 1975. — Etude des mécanismes éco-éthologiques de l'émergence chez quelques Diptères Chironomidae et Sciaridae des landes armoricaines. Thèse Doctorat 3^e cycle, Université de Rennes : 1-97.
- CORBETT (P.S.) & DANKS (H.V.), 1973. — Seasonal emergence and activity of mosquitoes (Diptera : Culicidae) in a high arctic locality. *Can. Ent.*, **105**, 837-872.
- DANKS (H.V.), 1971. — Overwintering of some north temperate and arctic Chironomidae. II : Chironomid Biology. *Can. Ent.*, **103**, 1875-1910.
- DUCROTOY (J.P.), 1976. — Stratégies démographiques des populations de Chironomides (Diptères) d'une mare semi-permanente du massif forestier de Paimpont. Thèse Doctorat 3^e cycle, Université de Tours, Station Biologique de Paimpont.
- DELETTE (Y.), 1975. — Eléments de la dynamique d'une population de *Parasmittia* sp. *carinata* Strenzke affinis (Dipt., Ch.) dans une formation pionnière de la lande armoricaine. Thèse Doctorat 3^e cycle, Université de Rennes : 1-74.
- KAJAK (Z.) & DUSOGE (K.), 1975. — Macrobenthos of Mikdajskie lake. *Ecol. Pols.*, **XXIII**, 3, 437-458.
- NIEDZWIECKI (E.), 1974. — Distribution of larvae of Chironomidae (D.) in cross-sections of Narew River. *Polskie Arch. Hydrobiol.*, **21**, n° 2, 241-248.
- SANDBERG (G.), 1969. — A quantitative study of Chironomid distribution and emergence in Lake Erken. *Arch. Hydrobiol. Supp.*, **XXV**, 2, 119-231.
- THIENEMANN (A.), 1944. — Bestimmungstabelle für die bis jetzt bekannten Larven und Puppen der Orthocladiinae (D., Ch.). *Arch. Hydrobiol.*, **39**, 551-564.
- THIENEMANN (A.), 1954. — Chironomus : Leben, Verbreitung und wissenschaftliche Bedeutung der Chironomiden. Die Binnengewässer, Band XX, "Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (2^e édition, 1974).
- TREHEN (P.) & DELETTE (Y.), 1976. — Aspects originaux de la biologie et de l'écologie de *Limnophyes pusillus* Eaton à Kerguelen. *Bull. du C.N.F.R.A.*, n° 41, 73-84.
- TREHEN (P.), 1971. — Recherches sur les Empidides à larves édaphiques. Thèse d'Etat, Université de Rennes : 1-280.
- VANNIER (G.), CANCELA DA FONSECA (J.P.), 1966. — L'échantillonnage de la microfaune du sol. *La Terre et la Vie*. n° 1, 77-104.

SYSTEMS ANALYSIS APPROACH TO THE PROBLEM OF COLONIZATION : PERMANENT HABITATS WITH SEASONAL CHANGING ENVIRONMENTAL CONDITIONS⁽¹⁾

by Jorge P. CANCELA DA FONSECA

CNRS

Laboratoire de Zoologie, ENS, Paris,
and

Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, Fontainebleau (2) France

RÉSUMÉ

Approche du problème de la colonisation par l'analyse de système : habitats permanents avec changement saisonnier des conditions du milieu

L'objectif de cet exposé est d'étudier la colonisation d'habitats temporaires formés par des zones dont la colonisation ne peut se faire que sous certaines conditions du milieu (p. ex., zones humides des sols des landes, mares temporaires).

Le modèle est un modèle déterministe basé sur le modèle de SLATKIN (1974) et sur un modèle de O'NEILL (1971). C'est un modèle mixte, à compartiments, formé par deux groupes d'équations différentielles : un pour les zones de l'habitat, et un autre pour la dynamique de l'espèce colonisatrice.

On admet que les conditions du milieu sont cycliques et que leur évolution dans le temps peut être représentée par des séries chronologiques.

*La simulation du modèle est basée sur des données réelles obtenues sur le terrain pour le Diptère des landes, *Smittia* (DELETTRE, 1975). Le comportement du modèle ne semble pas très éloigné de la réalité.*

SUMMARY

The object of this paper is to study the colonization of a temporary habitat formed by patches available under specific environmental conditions (e.g., damp moorland soil patches, temporary ponds).

The model is a deterministic one based on the model of SLATKIN (1974) and on a model of O'NEILL (1971). It is a mixed compartmental model formed by two sets of differential equations : one dealing with the habitat patches, and the other with the dynamics of the colonizing species.

It is assumed that the environmental conditions are cyclic, and that their evolution in time can be represented by a time series function.

*The simulation of the model is based on real data from a field work on the moorland Diptera, *Smittia* (DELETTRE, 1975). The behaviour of the model seems not very far from reality.*

(1) This paper is part of a paper (Cancela da Fonseca, 1979, chapter 3, model 2) published in the proceedings of the International Statistical Ecology Program Satellites of 1977 and 1978 by the International Cooperative Publishing House, Fairland, MD, USA.

It is, also, part of a research carried out under two programs (a) « Système édaphique : analyse, synthèse et gestion » (M.B. Bouché and J.P. Cancela da Fonseca, Aide à la recherche DGRST no 77 7 0202), and, (b) « Dynamique des populations ; mécanismes de l'émergence des Diptères » (P. Trehen, CNRS/ATP no. 2291).

(2) Correspondance : Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, Route de la Tour Dennecourt, F-77300 Fontainebleau, France.

INTRODUCTION

In general, the colonization models does not take into account the influence of the state of the resource, or the island, on the colonization: either on the immigration or on the extinction, or both (MACARTHUR and WILSON, 1963, 1967; CANCELA DA FONSECA, 1979).

This influence is very important when one studies the colonization of temporary resources or temporary ecological islands. A systems approach seems to be the best way to tackle with such situation.

The present paper aims to an introduction to this subject. It is only a preliminary work, more descriptive than explicative. Our principal and primary interest was to translate the ecological problems into analytical terms. However, the mathematical formulation is, at this stage, rather simple; it is first of all addressed to ecologists.

Nonetheless, the model that follows can, not only, be improved, but some more sophisticated model can be developed. In any case, it is a model dealing with problems that one comes across very often in soil ecology.

Unfortunately, in this field the data available are yet very scarce. By this reason, to test the model, we must simulate data, data which sound ecologically significant. Our field experience allowed us to utilize as a basis for simulation the data of our colleagues (DELETTRE, 1975).

The difficulties we met with the data and with the estimation of the parameters are discussed later on.

1. — OBJECT

To study the colonization of a temporary habitat formed by patches available under specific environmental conditions (e.g., damped moorland soil patches, damped ponds).

2. — HYPOTHESIS

(1) Patches are ready for colonization when some threshold (lower limit) of the environmental conditions is reached. The environmental conditions are cyclic.

(2) Immigration is proportional to the empty patches and to the patches already occupied by the species.

(3) The colonization rate depends on the numbers of individuals ('vectors') emerged from the already occupied patches. These numbers are function of the life-span of the patches, the threshold of the environmental conditions, and the survival rate of the effective colonizers.

(4) The number of effective colonizers depends on the number of vectors; their development is related to the life-span of the patches.

(5) Extinction is proportional to the patches already occupied by the species. It is a function of the threshold of the environmental conditions

(6) Extinction of the effective colonizers depends on the life-span of the patches and on the threshold of the environmental conditions.

(7) The size of the patches is not taken into account.

3. — MODEL

Deterministic model based on the model of SLATKIN (1974) and on a model of O'NEILL (1971). A mixed model formed by two sets of differential equations: one dealing with the habitat patches, and the other with the dynamics of the colonizing species.

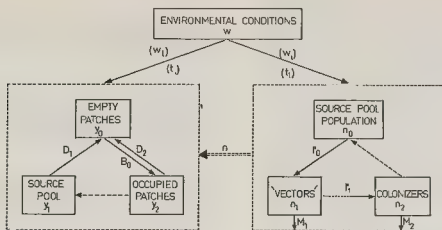


Fig. 1. — Model of the colonization dynamics of permanent habitats with seasonal environmental conditions.

The systems model is an assemblage of two models: both a three-compartment model. They are under the control of the environmental conditions (threshold and period of action). The two sets are tied up through the number of individuals emerging from the occupied patches, considered as a source pool (Fig. 1).

Let, w be the specific environmental conditions;

w_1 be the threshold (lower limit) of the environmental conditions, below which the patches are not available for colonization;

L be the life-span of the patches;

$T = L/u$ be the life-span of the patches in units of time t , where u is the value of the time unit (e.g., $L = 21$ days; $t = 1$ week; $u = 7$ days; $T = 3$ weeks);

t_1 be the point in the time-scale corresponding to the threshold value;

y_0 be the number (or proportion) of empty patches;

y_1 be the number (or proportion) of source pool patches, i.e., the occupied patches surviving the unsuitable conditions;

y_2 be the number (or proportion) of occupied patches;

B_0 be the 'flow' corresponding to the patches changing from empty to occupied;

D_1, D_2 be the 'flow' corresponding to the patches changing from occupied to empty;

b_1 be the immigration rate (patches) from the source pool;

b_2 be the colonization rate (patches);

d_1, d_2 be the extinction rates (patches);

n_0 be the number of individuals emerging from the source pool;

n_1 be the number of individuals emerging from the source pool ('vectors'), actually given birth to colonizers;

n_2 be the number of individuals colonizing the empty patches (colonizers);

η_0 be the emergence rate of the source pool population;

v_1 be the fecundity rate of the vector population;

μ_1 be the mortality rate of the vector population;

μ_2 be the mortality rate of the colonizer population;

γ_0 be the emergence flow of the source pool population;

γ_1 be the colonization flow of the vector population;

- M_1 be the death flow of the vector population;
 M_2 be the death flow of the colonizer population.

a) *Evolution of the environmental conditions.*

It is assumed that the environmental conditions are cyclic, and that their evolution in time can be represented by a time series function (MORAN, 1953; ANDERSON, 1971; BRUNEL and CANCELA DA FONSECA, 1977). That is:

$$w(t) = w + \rho \cos \{ (2\pi ht/\mathcal{T}) - \theta \} \quad (1)$$

where, w is the mean value of the time series;

$\mathcal{T}$ is the total length of the time series;

h is a subset of $\mathcal{T}$; $\mathcal{T}/h$ is the period;

$$\rho = \sqrt{\alpha^2 + \beta^2} \quad (2)$$

$$\theta = \arctan (\beta/\alpha) \quad (3)$$

$$\alpha = (2/\mathcal{T}) \sum w_i \cos (2\pi ht/\mathcal{T}) \quad (i = 1, \dots, \mathcal{T}) \quad (4)$$

$$\beta = (2/\mathcal{T}) \sum w_i \sin (2\pi ht/\mathcal{T}) \quad (i = 1, \dots, \mathcal{T}) \quad (5)$$

b) *Rate of change of the colonized patches.*

The set of equations representing the system corresponds to the gains and losses to and from each compartment. That is:

$$dy_0/dt = -B_0 + D_1 + D_2 \quad (6a)$$

$$dy_1/dt = -D_1 \quad (6b)$$

$$dy_2/dt = B_0 - D_2 \quad (6c)$$

Different assumptions are made:

1. Colonization by the vectors starts when the environmental conditions are above the threshold value; i.e., when $w(t)$ goes from w_i to w_{i+e} .

2. Colonization ends when the conditions are below the threshold value; i.e., when $w(t)$ goes from w_i to w_{i-e} .

3. The favourable period of colonization coincides with the life-span of the patches; i.e., $t_{i+e} \leq t < t_{i-e}$.

4. The number of patches given rise to emergences is proportional to the total number of patches in the source pool:

$$Y_1 = b_1 y_1 \quad (7)$$

5. The number of colonized patches (empty patches becoming occupied) is proportional to those from which the individuals emerge:

$$B_0 = b_2 Y_1 = b_1 b_2 y_1 \quad (8)$$

6. Extinction of source pool patches is due either to the emergences or to those patches going 'extinct' by other causes than emergences; and, it is proportional to the patches in the source pool:

$$D_1 = b_1 y_1 + d_1 y_1 = (b_1 + d_1) y_1 \quad (9)$$

7. Extinction of newly occupied patches is due to causes other than emergences; and, it is proportional to the number of occupied patches:

$$D_2 = d_2 y_2 \quad (10)$$

The system of eqns (6) becomes then:

$$dy_0/dt = \begin{cases} d_1 y_1 + d_2 y_2 - (b_1 + d_1) b_1 y_1 & \text{for } t_{i+e} \leq t < t_{i-e} \quad (11a) \\ d_2 y_2 & \text{for } t_{i-e} \leq t < t_{i+e} \quad (11b) \end{cases}$$

$$dy_1/dt = \begin{cases} -(b_1 + d_1) y_1 & \text{for } t_{i+e} \leq t < t_{i-e} \quad (11c) \\ 0 & \text{for } t_{i-e} \leq t < t_{i+e} \quad (11d) \end{cases}$$

$$dy_2/dt = \begin{cases} b_1 b_2 y_1 - d_2 y_2 & \text{for } t_{i+e} \leq t < t_{i-e} \quad (11e) \\ d_2 y_2 & \text{for } t_{i-e} \leq t < t_{i+e} \quad (11f) \end{cases}$$

c) *Rate of change of colonizing species.*

The equations of the systems pointed out beforehand are:

$$dn_0/dt = \begin{cases} -\gamma_0 & \text{for } t_{i+e} \leq t < t_{i-e} \quad (12a) \\ 0 & \text{for } t_{i-e} \leq t < t_{i+e} \quad (12b) \end{cases}$$

$$dn_1/dt = \begin{cases} \gamma_0 - M_1 & \text{for } t_{i+e} \leq t < t_{i-e} \quad (12c) \\ 0 & \text{for } t_{i-e} \leq t < t_{i+e} \quad (12d) \end{cases}$$

$$dn_2/dt = \begin{cases} \gamma_1 - M_2 & \text{for } t_{i+e} \leq t < t_{i-e} \quad (12e) \\ -M_2 & \text{for } t_{i-e} \leq t < t_{i+e} \quad (12f) \end{cases}$$

It is assumed that :

1. The emergence flow is proportional to the number of individuals in the source pool :

$$\gamma_0 = \eta_0 n_0 \quad (13)$$

2. The colonization flow of the vector population depends on the fecundity rate of the population :

$$\gamma_1 = \nu_1 n_1 \quad (14)$$

3. The death and the extinction flows of the vector and the colonizer populations are proportional, respectively, to the size of each population :

$$M_1 = \mu_1 n_1 \quad (15)$$

$$M_2 = \mu_2 n_2 \quad (16)$$

Accordingly, the eqns (12) become :

$$dn_0/dt = \begin{cases} -\eta_0 n_0 & \text{for } t_{R+\epsilon} \leq t < t_{R-\epsilon} \quad (17a) \\ 0 & \text{for } t_{R-\epsilon} \leq t < t_{R+\epsilon} \quad (17b) \end{cases}$$

$$dn_1/dt = \begin{cases} \eta_0 n_0 - \mu_1 n_1 & \text{for } t_{R+\epsilon} \leq t < t_{R-\epsilon} \quad (17c) \\ 0 & \text{for } t_{R-\epsilon} \leq t < t_{R+\epsilon} \quad (17d) \end{cases}$$

$$dn_2/dt = \begin{cases} \nu_1 n_1 - \mu_2 n_2 & \text{for } t_{R+\epsilon} \leq t < t_{R-\epsilon} \quad (17e) \\ -\mu_2 n_2 & \text{for } t_{R-\epsilon} \leq t < t_{R+\epsilon} \quad (17f) \end{cases}$$

4. — DISCUSSION

From the soil ecology point of view one of the biggest difficulties is to evaluate the number of the source pool patches and that of colonized patches. Therefore, to do this we can use sampling techniques. We assume, in that occasion, that a sample unit represents a patch-unit. The number of colonized patches can also be estimated indirectly by comparing the potential numbers of colonizers with the actual numbers obtained in each sample unit. In any case, if more accurate data can be obtained from field work it would be, evidently, better.

Another difficulty with mixed models of this kind is how to establish the bridge between the patch dynamics and the species dynamics.

Conceptually we can assume that the number of patches in the source pool is proportional to the individuals that are going to emerge; i.e. :

$$y_1 = k_1 n_0 \quad (18)$$

Hence, the eqn (11 c) becomes,

$$dy_1/dt = -d_1 y_1 + b_1 k_1 n_0 \quad (19)$$

But, to do this one must have some valid data to estimate k_1 accurately.

In our example we have used the sample unit method.

Real data, from a field work on the moorland Diptera, *Smittia* (DELETTRE, 1975), are the background for data simulation and parameter estimation.

Environmental conditions were simulated according to the following cyclic time series models :

— soil temperatures (— 5 cm) :

$$w(t) = 13.75 + 7.963 \cos(2\pi t/12 + 0.945) \quad (20)$$

— pF :

$$w'(t) = 2.73 + 1.173 \cos(2\pi t/12 + 0.887) \quad (21)$$

where t varies from 1 to 12; time one, here, corresponding to the time zero in the dynamic models below.

The favorable conditions start when the temperature goes below 13 °C and the pF below 2.7 (these are the favorable threshold conditions, $w_{t+\epsilon}$). That is, the patches are ready for colonization when temperature is relatively low, and the moisture content of the soil is higher (pF low) (Fig. 2).

These conditions are those of the period of emergences and of post-embryonic development.

When the temperature rises and the moisture content of the soil lowers (pF high) the unfavorable threshold conditions, $w_{t+\epsilon}$, are passed over, the unfavorable period starts and the last larval stage of the species enters a resistance period. These larvae are going to emerge as adults, through a short pupal

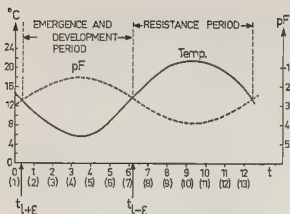


FIG. 2. — Simulation of the evolutionary pattern of the environmental conditions.

stage, when the environmental conditions attain again the favorable threshold level, $w_{l+\epsilon}$.

The dynamics of the patches and of the species behaviour is shown in Fig. 3.

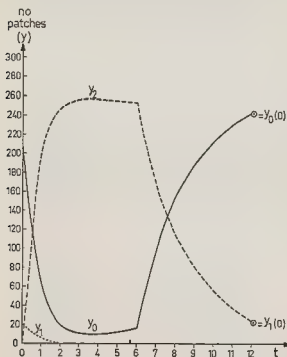


FIG. 3a. — Simulation of the dynamics of patch colonization.

TABLE I

Values of the variables and the parameters for the patches (y) and for the species (n)

$y_0(0) = 240$	$n_0(0) = 2500$
$y_1(0) = 24$	$n_1(0) = 0.001$
$y_2(0) = 0.001$	$n_2(0) = 0.001$
$b_1 = 1.498$	$\eta_0 = 1.430$
$b_2 = 11$	$v_1 = 3.807$
$d_1 = 0.01$	$\mu_1 = 0.105$
$d_2 = 0.01$	$\mu_2 = 0.706$
$d_3 = 0.39$	$\mu_3 = 0.207$
(for $t_{l-\epsilon} \leq t < t_{l+\epsilon}$)	(for $t_{l-\epsilon} \leq t < t_{l+\epsilon}$)

Some comments must be made on how some parameters and initial data were estimated (Tab. 1).

The initial number of source pool patches, $y_1(0)$, was the number of sample units taking during the emergence period; and the initial number of empty patches, $y_0(0)$, was estimated from the potential adults in the next generation born from the adults emerged, once known the fecundity of the females

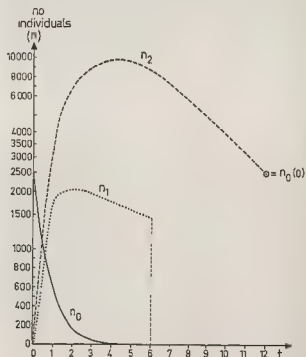


FIG. 3b. — Simulation of the dynamics of colonizing species.

and the mortality during the post-embryonic development.

In that way, the number of patches was estimated indirectly from the species life-table (DELETTRE, 1975).

Environmental conditions not only determine the beginning of the emergences, but also influence the rate of emergences, η_0 .

That rate was determined according to the following equations :

$$\partial n_0 / \partial w = k_2 n_0 \quad (22)$$

$$dw/dt = k_3 \quad (23)$$

Hence :

$$dn_0/dt = (\partial n_0 / \partial w) (dw/dt) = k_2 k_3 n_0 \quad (24)$$

where, $k_2 k_3 = \eta_0$.

Actually, the numerical solution of the above equations are :

$$n_0(w) = \exp(2.715 + 0.363w) \quad (25)$$

$$w(t) = 13.533 - 3.940t \quad (26)$$

$$n_0(t) = \exp(7.627 - 1.430t) \quad (27)$$

ACKNOWLEDGMENTS.

To Professors G.P. PATIL and G. INNIS I wish to express my thanks, as they are at the origin of this paper.

To Dr. K. HADJIBIRO I want to thank the constructive discussions we have had, his comments and suggestions and his help with the building of the model and with the computer calculations and CSMP simulations.

To Mrs. C. MUÑOZ I am indebted for her help in drawing the figures.

To the ISEP and the ICPH I thanks the permission to publish this part of the full paper published by them.

REFERENCES

- ANDERSON (T.W.), 1971. — *The statistical analysis of time series*. Wiley, New York.
- BRUNEL (E.) and CANCELA DA FONSECA (J.P.), 1977. — Utilisation des séries chronologiques dans l'étude du cycle biologique et des fluctuations de population de *Psila rosae* Fabr. (Diptères Psilidae). *Annales de Zoologie-Ecologie animale*, 9, 515-535.
- CANCELA DA FONSECA (J.P.), 1979. — Species colonization models of temporary ecosystem habitats. In *Systems Analysis of Ecosystems*, Statistical Ecology Volume 9, G. Innis and R.V. O'Neill, eds. International Co-operative Publishing House, Fairland, MD.
- DELETTRE (Y), 1975. — *Éléments de la dynamique d'une population de Parasmittia sp. carinata Strenzke affinis (Diptera, Chironomidae) dans une formation pionnière de la lande armoricaine*. Thèse de Doctorat de Spécialité, Université de Rennes.
- MACARTHUR (R.H.) and WILSON (E.O.), 1963. — An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, 373-387.
- MACARTHUR (R.H.) and WILSON (E.O.), 1967. — *The theory of island biogeography*. University Press, Princeton.
- MORAN (P.A.P.), 1953. — The statistical analysis of the canadian lynx cycle. I. Structure and prediction. *The Australian Journal of Zoology*, 1, 163-173.
- O'NEILL (R.V.), 1971. — Systems approach to the study of forest floor arthropods. In *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, vol. I, B.C. Patten, ed. Academic, New York.
- SLATKIN (M.), 1974. — Competition and regional co-existence. *Ecology*, 55, 128-134.

AMÉNAGEMENT ET CONSERVATION DES LANDES : SYNTHÈSE

by N. R. WEBB

Institute of Terrestrial Ecology, Furzebrook Research Station, Wareham, Dorset

At this stage in this Colloquium it is difficult to avoid repeating facts about heathland which have not already been made by previous speakers. Nevertheless when considering problems of conservation and management it is necessary to bear many of these facts in mind and thus they are worth repeating albeit in a new context.

So far as managers of heathland are concerned, it is important to recognise that heathland is a habitat which throughout its history has been strongly influenced by the activity of man. To maintain open heathland it is necessary to arrest the succession which would otherwise proceed towards some form of woodland. Occasionally factors such as soil or climate may cause dwarf shrub communities to be the climax vegetation, but, generally it is through the influence of man that heathlands persist in northern Europe.

In Britain, as in many other parts of north-western Europe heathlands developed from the time of the Bronze and Iron Ages about 3,000 years ago when there were forest clearances. These newly exposed lands were used for grazing and although the intensity may have varied it was probably always sufficient to prevent any significant re-establishment of trees, this being especially true where the soils were poorest.

For many centuries this form of land use persisted. The heathlands were used mainly as rough grazing for cattle, and as part of the grazing practise some areas were often deliberately burnt in an attempt to improve their quality. Rabbits and deer

also contributed to the grazing effect and it is not inconceivable, that where there were large expanses of open heathland, fires may have arisen naturally from time to time. All these factors contributed to the perpetuation of open heathland.

In Britain, sheep farming began to expand during the eighteenth century and in southern Britain sheep were grazed on the downlands. Later in the north of England and in Scotland, sheep farming, assisted by the breeding of more hardy races, began to expand on to the heathlands and moorlands. In southern Britain the uses of the heathlands remained much as before, but many areas were improved or reclaimed for agriculture or for forestry. Thus in the last two hundred years there has been divergence in the uses of the moorlands and heathlands between the north and south of Britain and I now propose, in this review, to treat each area separately.

For the last two hundred years the uplands of Britain have been used extensively for sheep grazing and associated with this, since the latter part of the nineteenth century, has been the development of grouse moors. For both sheep and grouse it is necessary to ensure an adequate supply of forage. Unlike most plants used for grazing, heather has a high proportion of woody unpalatable tissue and as the plants increase in age, a greater proportion of their productivity is used to make woody tissue. Thus the younger plants are the most palatable and nutritious for the grazing animals. Traditionally fire has been the main management tool and a system of rotational burning has been evolved with a cycle

varying from 10 to 15 years. This type of management for the moorlands in northern England and Scotland has produced almost a monoculture of *Calluna* with very few associated species.

The prosperity of the hill farming has fluctuated over the years, but in contrast the use of moors for grouse shooting is commercially viable. In order to make the best use of these moorlands there has been in recent years considerable research into the best forms of management to be adopted. The main centres for this research have been The Hill Farm Research Organisation in Edinburgh and The Unit of Grouse and Moorland Ecology at Banchory (formerly part of the Nature Conservancy, but now part of the Institute of Terrestrial Ecology). Both of these organisations have been concerned with the optimum management of the moorlands to produce crops of sheep and grouse respectively. The usual management practices are similar; for sheep moors are burnt on about a 10 year rotation in order to provide maximum amounts of the most palatable and nutritious heather. For grouse the requirements are slightly different; not only does the manager of the moorlands have to provide an adequate supply of food for the birds but he has also to provide them with space. Grouse require a certain amount of cover for protection from predators and for nesting, and hence moors are generally burnt in strips.

From the foregoing it can be seen that the management of heathlands and moorlands in the upland parts of northern Britain is in accordance with the well defined aims of producing a crop of either sheep or grouse for which the heather itself has been exploited.

It is perhaps also important to mention that some areas of the uplands have been afforested but if for no other reason than the economics of grouse moors, large areas of the uplands are likely to remain as heather moorland. The necessity to conserve areas for wild life does not seem to be pressing at the present.

In the lowlands there is nothing comparable to Grouse Moor management or Hill Farming. Traditionally rough grazing has been practised and, as

I have already indicated, heathlands were burnt from time to time in an attempt to improve grazing. These traditional practises have almost died out, and the New Forest is, perhaps, exceptional since there is still extensive grazing. Sheep grazing ceased in Ashdown Forest in Sussex about thirty years ago and although Exmoor and Dartmoor are still used for grazing, these are areas which show similarities with the uplands despite many of the grazing practices being rooted in lowland traditions.

With improving agricultural techniques over the last two hundred years, rather than attempt to manage and exploit lowland heathlands for grazing, they have been modified and reclaimed for agricultural use and thus destroying the heathland. While in other instances considerable areas have been afforested, both of these practices are a much more efficient use of the land than attempting to manage the heather as a crop. In southern Britain there has been a drastic decline in the total area of heathland to the extent that it is now a rare habitat, requiring protection and conservation.

These remaining heathlands if managed at all, are treated as amenities, in the widest sense. They may be managed for their scenery, as areas for recreation, but perhaps most commonly of all, for the conservation of their wildlife. In many cases these areas are so small that management simply means protection, the size of the site determining its management rather than certain ideals.

Where heathland is managed as an amenity there is no single clearly defined objective, as in the management of grouse or sheep moors. Frequently there are many objectives which have to be blended in the execution of practical management. Likewise there is no corpus of ecological research on which management decisions can be taken and which may be applied to management practices.

The principal aims of heathland management must be clear at the outset. All too frequently management, especially for nature conservation, does not have clearly defined aims. If the aims of heathland management are for recreation it is probably less easy to reconcile these with dual aims of nature conservation

Heathland vegetation is very fragile and will not stand regular trampling or other similar physical damage. *Calluna* is gradually lost from the vegetation. Areas of open heather can be maintained relatively easily, especially if public access can be restricted, to satisfy any visual demands, although they are less satisfactory for wildlife conservation, where definite control has to be exercised over the diversity and structure of the populations of living organisms.

It is perhaps the management of heather for wildlife conservation that poses the most difficult problems. Many heathlands have now become fragmented into pieces varying in size from over a hundred hectares to often less than 0.1 hectare. The Dorset heathlands which I shall discuss in more detail in my paper, are typical of this phenomenon. It is therefore necessary to devise conservation policies which embrace the whole complex of heathlands of different sizes in one area rather than to think of each particular site, whether large or small, in isolation. Some sites may contain rare species, and must be managed for these species rather than as heathland in general. Small sites may be difficult to manage and it may be that they could be sacrificed for some larger sites. Many of the problems of heathland management are due to the small pieces which remain and which are more difficult to manage than the formerly large heathlands.

One of the most intractable problems affecting most lowland sites is the maintenance of low levels of plant nutrients. Once the heathland soils become enriched other species invade and the heathers (*Ericaceae*), which are generally poor competitors, gradually decline. Most lowland heaths are surrounded by land which is often maintained at higher levels of plant nutrients (especially calcium) especially where agricultural reclamation has taken place. Drainage patterns are often from this surrounding land on to the heathlands, bringing unwanted plant nutrients. Similarly there may be airborne drift of agricultural chemicals, or enrichment may take place where excessive scrub is allowed to develop, such as gorse with its nitrifying roots. In this way soil conditions

may be so altered as to make any subsequent establishment of heather difficult, if not impossible.

Since the traditional uses of heathland in southern Britain are hardly practised nowadays it is essential to prevent the development of scrub and woodland which in the past was controlled by grazing and burning. Since the decline of the rabbit many heathlands have become invaded by birch (*Betula* spp.) or conifers, the seedlings of these latter trees are often abundant because many surrounding areas have been afforested. Burning still remains the simplest and most effective way of maintaining heathland. However, many of the heaths are now so small and isolated that it is often difficult to burn satisfactorily; a site may be close to houses or to forests where burning would be dangerous. If a site is small and isolated burning of all of it may mean that it will not recolonise to typical heathland as there are now no adjacent sites from which immigration can take place.

In contrast to the traditional use of fire, nowadays on many heathlands fires arise because of careless visitors and in some instances even due to arson. Because of this many larger heathlands must have adequate fire protection. Nevertheless many areas, particularly small ones, can be destroyed by too many fires.

Ideally the overall management of a heathland (or group of heathlands) should be to produce a mosaic of different aged stands of heather. The different age classes have their own characteristics, there is less fire risk from a mixture of different ages of vegetation as there is an inbuilt protection system, and younger stages of heather regenerate more easily than the older stages. In the south this is important where regeneration is more often from root stocks than from seed. Thus in practice an area of heathland is divided; firstly into areas which need protection for rare species or which require different management, secondly the remaining heathland can be burnt on a rotation with approximately a twenty year cycle. In southern Britain there are few places where there is heather over 25 years, and conservation management should attempt to provide an adequate

representation of these older age classes, while ensuring sufficient younger heather which can replace older stands if they are accidentally lost.

Burning heathlands in this way can be a time-consuming and labour intensive operation, especially where the fire must be controlled to prevent damage to adjoining property; on small sites it may be impractical. Weather conditions also play a part, generally the most satisfactory time for burning is late winter.

Cutting of the heather is an alternative; this is less intensive of labour, does not have so restricted a season, but is limited by the terrain, and the cut heather has to be removed from the site. This is an effective method on some sites, but there is no experience where sites have been managed in this way over many years.

When the overall management of heathlands has been obtained there remains management for single

species. Some species are undesirable; birch (*Betula*) and pine (*Pinus*) and may require specific control. Bracken is similar and this may be controlled by herbicides. Gorse also requires control although it can also be managed, on a rotation by cutting, as a habitat on its own. On many southern heaths there may, especially after fires, be invasions by agricultural weeds, now that surrounding areas are farmland; these weeds may also require specific control.

Similarly there are species which are desirable, on the southern English heaths, these are mostly rare species, many of which have european distributions the limits of which are in southern Britain.

In this review I have attempted to touch upon the main features of heathland management and have attempted to contrast the various types of management practised in Britain. More detailed accounts of some of these topics are the subjects of papers in this session

THE DORSET HEATHLANDS : PRESENT STATUS AND CONSERVATION

by N.R. WEBB

Institute of Terrestrial Ecology, Furzebrook Research Station, Wareham, Dorset

INTRODUCTION

It is now almost twenty years since MOORE (1962) surveyed the Dorset heathlands (Figure 1) and examined their requirements for nature conservation. He made use of earlier documentary sources to describe the changes which had taken place since the early years of the nineteenth century, and he also presented the results of his own survey carried out in 1960.

Subsequently there have been less detailed surveys by RIPPEY (1973), in 1974 by BIBBY (1978) and HASKINS (1978) has described the vegetational history of south east Dorset and particularly the origin of the heathlands in the Poole Basin.

Since the survey carried out by Moore these heathlands have formed a subject for extensive ecological research, concentrating on the productivity and patterns of growth of the vegetation and the distribution and dynamics of certain animal populations. Much of this research has been reviewed by CHAPMAN and WEBB (1978) and GIMINGHAM, CHAPMAN and WEBB (1979).

In the last twenty years there have been many changes both in the extent of the heathlands and in the pressures upon them and with a clearer understanding of their ecology a new survey was under-

taken in 1978. Its aim was to record the composition and extent of the remaining heathland to enable both further research to be planned and decisions made on land use. The results of this new survey have been published by WEBB and HASKINS (1980) and the methods used by the survey team described in detail by WEBB and CLARKE (in prep.).

In this paper I want to summarise the history of the Dorset heathlands and describe their present status, drawing upon the survey of WEBB and HASKINS (1980), and then attempt to review their requirements for the nature conservation.

HISTORY OF THE DORSET HEATHLANDS

These heathlands developed following the forest clearances in the Bronze Ages, about 3 600 B.P. (1650 B.C.), and Iron Age (HASKINS, 1978). At first there was some recolonisation of the open ground by *Corylus*, but this was subsequently cleared giving rise to open heathland. From Roman Times until the mid-eighteenth century few changes, either in the use or extent of the heathlands, took place.

The maps of Isaac Taylor in 1759 (Figure 2 taken from WEBB and HASKINS, 1980) show that there



FIG. 1. -- A map showing the location of the Dorset heathlands.

were 39 960 ha of heathland in south-east Dorset in an area of acid soils, surrounding Poole Harbour, often called the Poole Basin. This heathland was in several large patches which were separated by the river systems. From the Iron Age until the mid-eighteenth century the heathlands were used mainly for the rough grazing of cattle and were periodically burnt in an attempt to improve the quality of the vegetation for grazing. These factors, together with a certain amount of grazing by deer and rabbits, prevented reversion to woodland.

Figure 3 has been redrawn by WEBB and HASKINS (1980) from the map of MOORE (1962) and shows that by 1960 there were only 10 000 ha of heathland remaining. There are three main causes for this loss.

Firstly improved agricultural techniques have enabled areas of heathland to be reclaimed for agriculture. This was a more efficient use of these lands than the exploitation of heather as a crop similar to the practice in the uplands of Britain. Secondly considerable areas, particularly after 1920, were afforested and, although these soils are exceptionally poor, coniferous forest has been grown upon them. Thirdly there has been increasing urban development. The resort of Bournemouth (Figure 1) has developed since the mid-nineteenth century and today both Bournemouth and Poole form a large conurbation with a population of almost half a million people which is expected to increase until at least the end of this century. Most of this expansion has been on to heathland.

WEBB and HASKINS (1980) showed that the heathlands had declined to 5832 ha in 1978 (Figure 4), although there was evidence that the rate of loss was slower. Between 1750 and 1934 the rate of loss was never more than 0.5 %, but between 1934 and 1973 it increased to as much as 3 % per year but has since declined to 0.8 % (WEBB and HASKINS, 1980). Nevertheless in approximately 80 years, at this rate, no significant areas of heathland will remain in the Poole Basin unless there is adequate protection of that which remains.

A comparison of Figures 2 and 3 shows that the heathlands have not only diminished but have also been extensively fragmented. MOORE (1962) did not adopt a strict definition of a heathland fragment and his definition was wider than that used by WEBB and HASKINS (1980). Despite a certain amount of rounding up in his survey, MOORE (1962) recorded just over 100 pieces of heathland with an area of 4 ha or more, and RIPPEY (1973) 120 such pieces.

WEBB and HASKINS (1980) adopted a very stringent definition of a fragment and therefore their figures are the most pessimistic possible. They have recorded that the heathlands of the Poole Basin now consist of over 768 pieces, of which 14 are over 100 ha and that there are now 169 sites whose area is greater than 4 ha. Of the 608 remaining sites 476 are less than 1 ha.

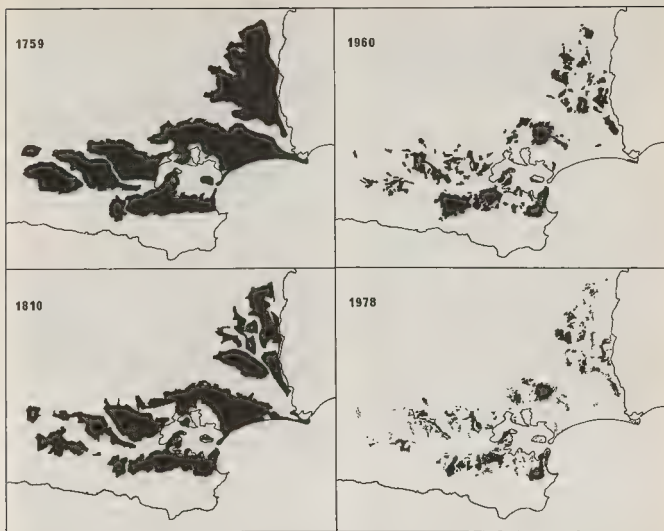


FIG. 2. — The decline of the Dorset heathlands. Maps redrawn from Webb and Haskins (1980).

STATUS OF THE SITES IN 1978

In 1978 the total area of the 14 large sites with an area greater than 100 ha (WEBB and HASKINS, 1980), amounted to 2864 ha or 49 % of the total remaining Dorset heathland (5832 ha). 543 ha (9.3 %) of this area was nature reserves, either Na-

tional Nature Reserves, administered but not necessarily owned, by the Nature Conservancy Council (a state agency responsible for nature conservation nationally throughout Britain), or privately owned. A further 293 ha (5 %) of the heathlands were accorded some form of protection and restriction of public access since they are military training areas. Thus 836 ha (14.3 % of the total remaining) of heathland in large patches (i.e. over 100 ha) are

conserved for wild life. Approximately 2300 ha (40 %) of the remaining heathlands are subject to some degree of statutory control over changes in land use. Nature conservation plays a part in the use of approximately 54 % of the Dorset heathlands although, in many instances, only a minor one.

FUTURE CONSERVATION

The problem of which further areas need conservation depends on the development of an overall conservation policy for the whole of the Dorset heathlands. These heathlands resemble an archipelago in which islands of heathland are surrounded by different and often unsuitable habitats. It is to an example such as this that the ideas and concepts of island biogeography (MACARTHUR and WILSON, 1967) can be applied and MAY (1975) has outlined the application of these concepts to the particular problem of the design of wildlife refuges. These concepts are concerned mainly with the recolonisation of outlying areas, especially after the flora and fauna may have been exterminated by a catastrophe, such as a fire, and with the relationships between the numbers of species and the size of the area in which they occur.

At present the paucity of suitable information makes the application of these concepts almost impossible to the Dorset heathlands. MOORE (1962) assessed heathland quality by the presence or absence of ten indicator species; two of these were plants and the remainder animals. The species were considered in pairs one of which was confined to heathland while the other occurred in other habitats. The large centrally situated heaths around Poole Harbour contained all of the species and as one moved outwards to the extremities of the Poole Basin the numbers of those species confined to heathland declined. Pearson (personal communication) has examined the species-area relations from the rather limited data of Moore (1962).

These two pieces of work indicate that there is a decline in the numbers of heathland species with both

increasing isolation and with decreasing size of the heathland. Since 1960 when the data of MOORE (1962) were collected some heathlands have become more isolated and many have diminished in area, thus accentuating this trend. Indeed it may raise the question of how viable are many of the smaller and most remote heathlands. Biogeography allows us only to speculate about the future of these heathlands, we do not fully know what are the biological consequences of fragmentation and at present more survey work is required. Some of this is underway, particularly of the invertebrate fauna and when this is complete more accurate assessments will be possible.

It is therefore against the general background that future conservation policies must be devised. Ideally there should be a single policy for the whole of the heathlands within the Poole Basin, and not for individual sites, but until an inventory of the species and their distributions is largely complete this policy will be difficult to compile. In the meantime it seems best to restrict as far as possible land use changes to the remaining heathlands.

In Britain conservation takes the form of National Nature Reserves, controlled by the Nature Conservancy Council. Nature reserves may also be set up privately and these may be both large and small although more often than not they are small. The possibility also exists that areas may be scheduled by the Nature Conservancy Council as of special scientific interest, such scheduling means that nature conservation interests are considered when planning authorities take decisions upon land use changes affecting such areas. A final approach is where the Nature Conservancy Council is able to offer inducements to land owners in the form of tax concessions if they manage certain areas of their land for nature conservation. All of these approaches are at present being adopted on the heathlands in the Poole Basin. Thus about 23 % of the remaining heathland, an area of 1367 ha, is likely to become new nature reserves and a revision of the schedule of sites of special scientific interest will lead to some 80 % of the heathland being listed.

MANAGEMENT PROBLEMS

Assuming that an adequate area of the Dorset heathlands is given a status which recognises its value for nature conservation, the problem still remains how best these areas can be managed.

Perhaps the most important single influence on these heathlands is fire. The role of fire however must be seen in perspective and against its historical background in which it constituted a traditional feature in the use of these lands by man. In the past periodic burning was adopted as a way of improving the grazing, but then there were extensive areas of heathland and there existed around any burnt area an adequate reservoir from which recolonisation could take place. Burning still remains one of the most important management tools, and it is important to remember that these heathlands consist of a community of plants and animals which have arisen because of a past history of regular burning.

Today however the problem takes on a different complexion, the heathland areas are now very small and the increase in public pressure has resulted in a very large number of accidental fires. During the very dry summer of 1976 11 % of the total area of heathland was burnt amounting to 664 ha, however 523 ha of this area were parts, and in some cases all, of eight of the fourteen largest remaining sites. This indicates the vulnerability of these areas, the loss of which would be very damaging to the whole of the heathlands since it is these areas which act as a reservoir of recolonisation of other areas. These fires lead to an impoverishment of both the flora and fauna, since it is now difficult for recolonisation to take place as in many instances reservoir areas are not close enough to the burnt areas. Some areas may be recolonised by species from surrounding non-heathland areas and thereby lose their heathland characteristics. In view of the fact that the heathland community has been reduced, if not exterminated, in some areas by the activity of man it is appropriate to manipulate the process of recolonisation to ensure that heathland species once again

colonise an area ? Is it appropriate to re-introduce species in these circumstances ?

Clearly to avoid too many damaging fires an adequate scheme of fire protection is essential. On many of the large areas it is still possible to manage them by rotational burning, and it might even be of value to introduce some grazing, in order to simulate the traditional use.

Finally there remains the problem of single species conservation for which these heathlands have a high requirement. In this area there are many species at the limits of their range and many species which are nationally rare in Britain, although often widespread on the continent. On small sites it is probably not possible to reconcile the aims of both single species conservation and of heathland conservation in general, although this may be possible on the larger sites. It may be a more efficient use of many of the smaller sites if they are managed for one or two particular species.

Clearly the critical stage has now been reached, if the area of these heathlands diminishes further, the prospects of them remaining, or of them being maintained, as heathland are small, it seems a matter of urgency that a conservation policy for the heathlands as a whole be developed as soon as possible. MAY (1975) has drawn attention to the fact that the equilibrium species level of a large area is greater than that of a small one and therefore it is not possible to compensate for a large area by the aggregation of several small ones since they will not be biogeographically equivalent and will only support a smaller species total. It therefore seems clear that to effectively conserve the species present on the Dorset heathlands a complex of large and small sites is necessary and that they must be managed as a whole unit.

REFERENCES

- BIBBY (C.J.), 1977. — Ecology of the Dartford Warbler *Sylvia undata* (Boddaert) in relation to its conservation in Britain. Ph.D. Thesis, Council for National Academic Awards. 251 p.

- CHAPMAN (S.B.) & WEBB (N.R.), 1978. — The productivity of *Calluna* heathland in southern England. *Ecological Studies*, **27**, 247-62.
- GIMINGHAM (C.H.), CHAPMAN (S.B.) & WEBB (N.R.), 1979. — European Heathlands. In Specht, R. *Heathlands and Related Shrubland Ecosystems of the World*. Vol. 9. Elsevier, pp. 365-413.
- HASKINS (L.E.), 1978. — The vegetational history of south-east Dorset. Ph.D. Thesis, University of Southampton. 285 p.
- MACARTHUR (R.H.) & WILSON (E.O.), 1967. — *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 203 p.
- MAY (R.M.), 1975. — Island biogeography and the design of wildlife reserves. *Nature Lond.*, **254**, 177-178.
- MOORE (N.W.), 1962. — The heaths of Dorset and their conservation. *J. Ecol.*, **50**, 369-91.
- RIPPEY (B.H.R.T.), 1973. — The conservation of the Dorset heaths — a factual study. M.Sc. Thesis, University College, University of London. 50 p.
- WEBB (N.R.) & HASKINS (L.E.), 1980. — An ecological survey of heathlands in the Poole Basin, England in 1978. *Biol. Cons.*, **15**, 281-296.
- WEBB (N.R.) & CLARKE (R.T.), ??? — An ecological survey of heathland in the Poole Basin, England. Part 2. Survey methods.

ORIGINE ET UTILISATION DES LANDES DES MONTS D'ARRÉE (FINISTÈRE)

par B. CLEMENT et J. TOUFFET

Laboratoire d'Ecologie Végétale, Université de Rennes, 35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

Il est vraisemblable que la lande ait occupé les sommets des Monts d'Arrée avant l'apparition de l'homme. La forêt qui recouvrait les versants et les bas-fonds a progressivement disparu sous l'influence humaine, au profit de l'extension des landes. C'est probablement au Moyen Age que les déboisements ont été les plus intenses. Au XVIII^e siècle, les pentes des Monts d'Arrée sont totalement déboisées. Les landes sont restées propriété collective depuis la période romaine jusqu'à l'aube du XX^e siècle. Elles étaient surtout destinées à la pâture des bestiaux et à la récolte de la litière et du fourrage (*Ulex*). Après une tentative de culture permanente par les Ordres religieux, la culture temporaire est utilisée depuis le XV^e siècle.

L'ORIGINE DES LANDES

Plusieurs hypothèses ont été émises sur l'origine possible des landes des Monts d'Arrée. En effet, elles ne sont pas toutes apparues après les premiers déboisements. Certains biotopes sont certainement caractérisés depuis très longtemps par la lande (zones côtières, crêtes rocheuses des Monts d'Arrée) pour des raisons climatiques (violences des vents) et édaphiques (sol peu profond).

Selon VAN ZEIST (1963), il est possible que la lande ait occupé les sommets battus par le vent avant

SUMMARY

Origin and utilization of Heathlands in Monts d'Arrée

It's possible that the heathlands occupied the hills of Monts d'Arrée before the apparition of human. The forest covered the slopes of hills and their low-lying ground; Men contributed to its disappearing in favor of heathlands. It's probably in the Middle Ages that the deforestation is more important. In XVIIIth century, the slopes of Monts d'Arrée are entirely deforested. The heathlands are paracenary from the roman time to the first years of the XXth century. They were intended for the pasture of the cattle and for the harvesting of heathland to give litter and fodder (*Ulex*). The monks try to till until XVth century. Behind, temporary farming is only utilized.

l'apparition de l'homme, hypothèse qu'il fonde sur le fait que les analyses polliniques révèlent la présence de plantes telles que *Ulex* avant que l'homme préhistorique n'interfère sur le milieu. On peut donc raisonnablement penser que les landes des sommets sont climatiques.

Mais les analyses polliniques montrent aussi que la forêt recouvrait la totalité des versants et des bas fonds actuellement occupés par la lande et les tourbières. Les analyses polliniques de VAN ZEIST (1963) complètent celles effectuées par G. et M. DUBOIS (1945). Elles montrent qu'au post-glaciaire, durant la phase atlantique, la forêt recouvrait large-

ment les Monts d'Arrée. Le chêne (*Quercus*) était bien représenté puis l'orme (*Ulmus*), le frêne (*Fraxinus*), le noisetier (*Corylus*) (fig. 1).

Le pourcentage de plantain lancéolé (*Plantago lanceolata*), qui traduit de façon certaine en Europe une activité anthropique (IVERSEN 1949), augmente nettement ainsi que la fougère (*Pteridium*), vers 1880 avant J.-C. (fig. 2).

Avant cette période, le paysan néolithique ne possédait vraisemblablement qu'une faible quantité

de bétail qui devait être maintenu dans des enclos et nourri de feuillage d'arbres (orme, frêne, tilleul).

Le diagramme relatif à la tourbière de Spézet (fig. 3) montre une activité humaine croissante à une époque qui correspond à l'âge de bronze. A cette époque, des bergers semi-nomades (et non des paysans sédentaires) exploitent un bétail plus nombreux sur des zones de passage plus vastes qui, au bout de quelques années, quand les terres sont épuisées, sont abandonnées au profit de nouvelles zones déboisées.

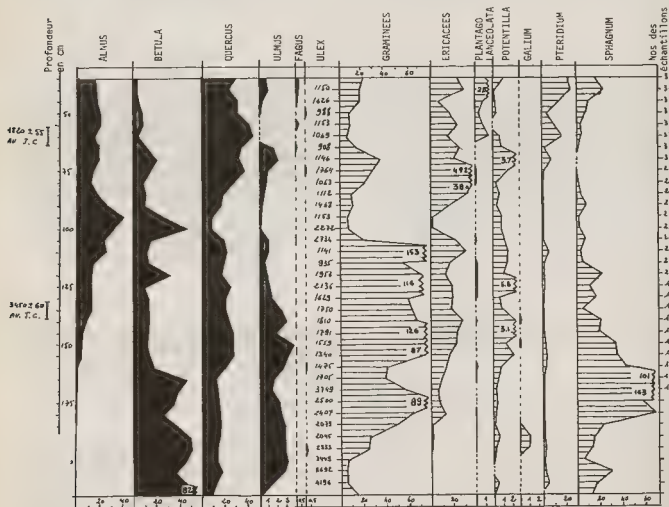


FIG. 1. — Extrait du diagramme pollinique de la tourbière du Mont-Saint-Michel-de-Brasparts (d'après VAN ZEIST, 1963).

La dimension des surfaces boisées se poursuit à l'âge du fer. Cette pratique se traduit par une extension des landes.

Le passage de la forêt à la lande n'a pas dû se faire brusquement. Comme le pense GIMINGHAM (1972), les premiers déboisements étaient réversibles et la forêt a pu se réinstaller plusieurs fois après abandon de zones éclaircies. Ces premiers déboisements ont cependant permis l'installation des *Erica*-cées.

Pour que la lande se maintienne, il a fallu vraisemblablement qu'un facteur inhibiteur de la forêt agisse, peut-être un facteur climatique ou édaphique ? Il y a effectivement eu un changement climatique vers un régime plus océanique et donc plus favorable à la lande au début de la période subatlantique.

Il est aussi permis de penser que l'évolution des sols sur les pentes relativement abruptes des Monts d'Arrée a été très rapide après déboisement, sous

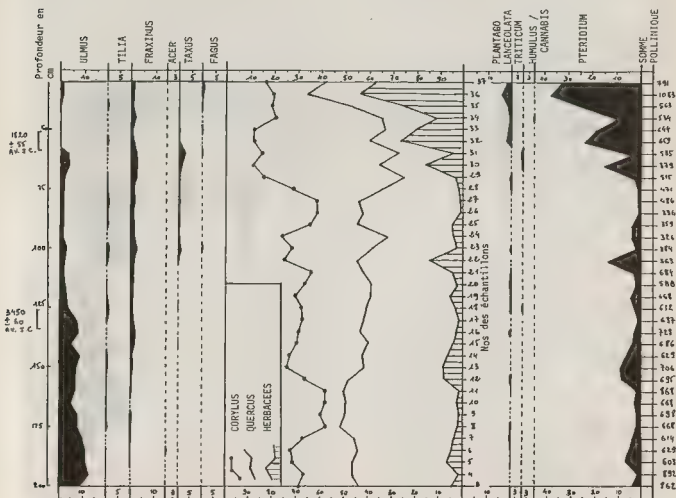


FIG. 2. — Diagramme pollinique de la tourbière du Mont-Saint-Michel-de-Baspars rendant compte de l'activité humaine (d'après VAN ZEIST, 1963).

l'influence de l'érosion et du lessivage oblique par exemple (DUCHAUFOR, 1948). Il ne faut pas non plus négliger l'influence du pâturage. L'élevage des chèvres et des moutons à l'âge du bronze et du fer, a probablement détruit des jeunes pousses d'arbres au profit des plantes des clairières et de la lande

La régression du plantain lancéolé dans le diagramme de Spézet (fig. 3) montre une brusque régression de l'activité humaine vers 385-760 après J.-C. correspondant à l'occupation romaine. C'est à

cette époque qu'apparaît aussi le chataignier (*Castanea sativa*) ce qui confirmerait l'hypothèse de son introduction par les Romains.

Selon NADAUD (1828), les landes occupent déjà, à cette époque, de grandes superficies. Elles étaient propriétés collectives et « leur pâturage revenait au premier occupant ». A l'intérieur de la Bretagne, l'agriculture devient la principale activité (céréales) avec l'élevage des bovins, porcins et ovins. GIOT, BRIARD et L'HELGOUACH (1960) décrivent le pay-

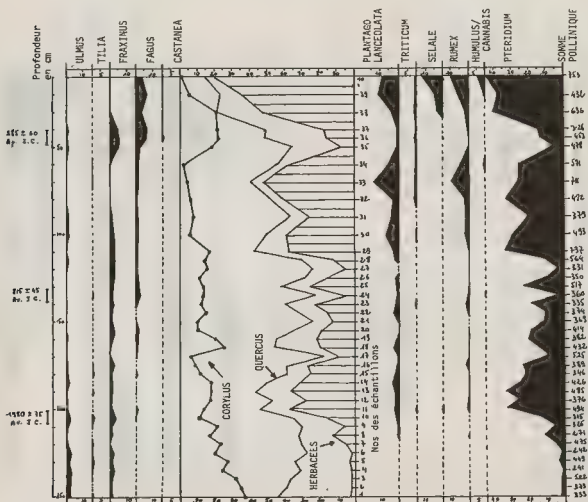


FIG. 3. — Diagramme pollinique de la tourbière de Spézet rendant compte de l'activité humaine (d'après VAN ZEIST, 1963).

sage rural de cette époque comme un paysage de champs ouverts, entrecoupé de bois, de forêts et de landes. L'habitat est dispersé en petits villages. L'industrie métallurgique (or de la forêt du Nêvet, plomb argentifère du Huelgoat-Poullaouen) y est prospère, ce qui suppose une exploitation intensive de la forêt pour la fonte du minerai.

C'est effectivement à partir de cette époque qu'apparaît, sur les diagrammes polliniques, une augmentation importante des pollens d'*Ulex* et d'Ericacées. C'est aussi à cette époque qu'apparaissent le hêtre et le seigle; le pourcentage de pollens des herbacées s'accroît et celui des arbres diminue.

Durant le Moyen-Age, le processus de déboisement continue. Le hêtre diminue au profit du chêne qui était sans doute favorisé. Le seigle et le chanvre ont des pourcentages élevés. C'est au Moyen-Age que le paysage breton a probablement pris son aspect actuel.

L'ACTION DE L'HOMME AUX TEMPS PRÉHISTORIQUES

Il est intéressant de savoir comment les landes ont régressé ou progressé au cours de la période historique et comment l'homme en a tiré profit.

C'est durant le Moyen-Age que les déboisements ont été les plus intenses pour créer de nouvelles zones de pâturage et de cultures.

Dans les Monts d'Arrée ce sont les ordres religieux qui ont déboisé. Il existait en effet plusieurs abbayes. Puis l'installation des forges amena aussi une grande consommation de bois. Enfin, les besoins pour la construction ne cessaient de croître.

Il est à peu près sûr qu'au XVIII^e siècle, les pentes des Monts d'Arrée sont totalement déboisées et, à cette époque, les landes ont leur extension maximale.

A partir de 1850, elles régressent (VALLAUX, 1908) en moyenne de 1 000 ha par an dans le Finistère (remise en culture). Puis cette régression s'atténue

vers 1900-1950 pour reprendre depuis une vingtaine d'années (reboisement).

LE STATUT DES LANDES

Le champ ouvert, dominant à la période des Gaulois, a commencé à régresser à la fin du XIV^e siècle, en relation avec le mode d'exploitation particulière à cette région; la Quévaise attribuait à chaque habitant la propriété d'une pièce de terre de surface identique pour tous sur laquelle était construite la maison d'habitation. Les terres alentours restaient libres et étaient attribuées aux nouveaux occupants. Chacun avait le droit d'y faire paître son bétail et d'y cultiver des céréales après une opération d'écobuage; à cette occasion, des clôtures temporaires étaient érigées autour des parcelles cultivées et peu à peu ces clôtures sont devenues permanentes faisant apparaître la structure bocagère.

Les landes étaient divisées par des bornes ou des fossés en grandes parcelles pouvant atteindre plusieurs centaines d'hectares et appartenant de façon indivise aux habitants du village le plus proche.

Sous l'ancien régime, le principe en Bretagne était « nulle terre sans Seigneur » et cet état de chose créa de nombreux différends entre les vassaux et les seigneurs qui revendiquaient les droits absolus et sans limite sur les communs.

Les droits des vassaux interdisaient l'aliénation et le partage des communs qui devaient rester indivis. Ceux destinés à la pâture des bestiaux ne pouvaient être défrichés.

Le principal droit de jouissance des communs était de faire paître les bestiaux.

Le second concernait la récolte de fourrage et de litière dans les landes.

Un droit rare et limité concernait la coupe de bois pour le chauffage et la construction.

Enfin rare également était le droit de prendre des mottes dans les landes pour fertiliser les terres cultivées.

Les droits des vassaux étaient de fait assez limités et souvent illusoires.

Toutes les tentatives d'amélioration par défrichement et assèchement des marais se sont trouvées entravées du fait de l'opposition entre les paysans et les seigneurs, opposition particulièrement vive dans les régions comme les Monts d'Arrée où les communs avaient une superficie considérable.

Après la révolution, la loi du 28 août 1792 décida que les terres vagues appartiendraient

- soit aux communes,
- soit aux habitants des villages (propriétés collectives),
- soit aux possesseurs des droits de pacage.

Un second décret du 10 juin 1793 favorise le partage des communaux et propriétés collectives. Il fut abrogé le 21 prairial de l'an IV (9 juin 1796) puis rétabli par une loi du 9 ventose an XII (1^{er} mars 1804) qui ordonnait que tous les partages déjà suscités soit effectués et que de nouvelles demandes pouvaient être établies.

En Bretagne, ces lois furent peu suivies. Il faut en fait attendre la loi du 6 décembre 1850 pour que s'instaure la propriété individuelle sur les communs de Bretagne.

A l'aube du xx^e siècle, il ne reste plus de communs dans les Monts d'Arrée. Les marais de St-Michel eux-mêmes ont été partagés en 1890.

L'une des conséquences immédiates de ce partage est un renforcement du système parcellaire. Ainsi la commune de La Feuillée qui comptait 5 204 parcelles en 1835 en compte environ 7 000 après le partage.

Ce régime de la propriété individuelle s'est conservé jusqu'à l'époque actuelle avec un morcellement qui s'accroît à la suite des partages de successions.

Actuellement, il régresse du fait des opérations préliminaires aux reboisements (regroupements et échanges des parcelles, achat par les S.A.F.E.R. ou par des organismes privés (Caisse d'épargne de Brest par exemple).

L'UTILISATION DES LANDES

Deux activités principales ont toujours été exercées sur les landes : la culture et l'élevage.

a) LA MISE EN CULTURE.

L'utilisation de la lande pour la culture est globalement passée par 4 phases :

- une phase de tentative de mise en culture permanente,
- une phase de culture temporaire,
- une phase d'utilisation de la lande en temps que telle,
- une phase de remise en valeur, par le reboisement en particulier.

La première tentative de mise en culture permanente s'est effectuée sous l'impulsion des ordres religieux qui « portèrent la charrue partout » (VALLAUX, 1908).

Mais ces tentatives durent échouer dans les terrains les plus pauvres, les plus nombreux, car les archives montrent qu'à la même époque on exploite aussi la lande de façon seulement temporaire.

Cette culture temporaire s'est poursuivie jusqu'à l'aube du xx^e siècle malgré des tentatives contraires comme la loi du 6 juin 1768 qui accordait une exemption de dîmes de 15 ans pour tout défrichement de landes.

Le mode d'exploitation utilisé depuis le xv^e siècle au moins est l'écobuage. Cette pratique consiste à couper les mottes de bruyères et de graminées du terrain inculte à l'aide d'un outil, l'étrépe (ou grande marre). Ces mottes, une fois séchées, sont réunies en tas puis brûlées. Les cendres sont ensuite répandues sur le terrain avant le semis. On semait le seigle, céréale la plus apte à pousser sur les sols pauvres. Il semble que le sarrasin était également utilisé, ayant fait son apparition en Bretagne à la fin du xv^e siècle. L'époque optimale pour écobuer s'éta-

blit de la mi-mai à la mi-juillet. L'écobuage donnait en général lieu à des réjouissances auxquelles le paysan conviait tous ses proches et ses amis.

Cette méthode de culture visait d'abord un apport d'éléments fertilisants aux sols, généralement très pauvres au point de vue chimique dans les landes. Les engrais étaient en effet peu répandus, difficiles à acheminer en raison du manque de voies de communications. L'incendie des végétaux pallie donc cette carence, mais en partie seulement, car d'une part les sols sont d'avance carencés en certains éléments (Cu, P surtout) et d'autre part, une partie importante des éléments organiques est perdue en fumée (N surtout, C, et aussi S).

D'autre part, l'étrépage qui constitue la première partie de l'écobuage est en quelque sorte un labour superficiel qui aère le sol, augmente l'activité des microorganismes, et accroît ainsi la vitesse de décomposition de la matière organique superficielle.

Dans ces conditions, une parcelle écobuée pouvait fournir une récolte de seigle ou de sarrasin pendant deux à trois ans. C'était donc une opération dont le profit était très limité dans le temps. Passés ces deux à trois ans, il fallait laisser la terre se reposer plusieurs années (20 à 30 ans), ce qui permettait à la végétation naturelle de repousser. Cette méthode de mise en valeur a duré jusqu'à la fin du XIX^e siècle. C'est en fait l'apparition de la propriété individuelle (1850) qui a provoqué le déclin progressif de l'écobuage.

C'est également au XIX^e siècle que l'on a commencé à se préoccuper de la mise en valeur plus rationnelle des landes, bien qu'il y ait eu auparavant quelques tentatives d'amélioration du sol par chaulage, ou par semis d'engrais vert. Ceci a été favorisé par le développement de voies de communication entre le littoral et l'intérieur et en particulier par la construction des voies de chemin de fer qui permettaient d'acheminer plus facilement les amendements et les engrais.

Les tentatives de reboisements qui ont débuté au XIX^e siècle dans le Morbihan et dans les Montagnes Noires (Sud-Finistère) n'ont pas atteint les Monts d'Arrée.

En définitive les versants des Monts d'Arrée sont toujours couverts de landes au début du XX^e siècle et, si l'écobuage a pratiquement disparu, on utilise encore la lande, mais en tant que lande. VALLAUX (1908) dit : « En fait la lande et le marais ne sont pas de nos jours pour le paysan, des ennemis à vaincre à tout prix. Il s'accommode très bien d'eux, il vit avec eux, il les fait entrer dans sa conception personnelle de l'économie rurale. »

Outre le pacage, que l'on verra plus loin, la lande sert à fournir la litière pour les chevaux et les bêtes à cornes. De même l'ajonc, riche en azote, sert de nourriture aux chevaux et aux bovins pendant l'hiver; il est semé et cultivé. Il arrive à maturité en deux ans. Après la coupe il est broyé, soit avec des pilons en bois dans des auges de granite, soit avec des broyeurs mécaniques à cylindres ou à couteaux.

La phase actuelle de mise en valeur est essentiellement orientée vers le reboisement. Grâce aux techniques modernes de préparation et d'entretien du sol, de fertilisation, plusieurs essences résineuses peuvent être introduites.

b) L'ÉLEVAGE.

Au Moyen Age et sous l'Ancien Régime le droit de « communer » signifiait principalement le droit de faire paître le bétail sur les landes et les communs. C'est le droit qui était le plus couramment concédé par les seigneurs.

Les bêtes paissent sur toute l'étendue des communs, sauf sur les zones en « deffens ». Elles n'étaient ni parquées, ni gardées, ce qui explique qu'à l'occasion du défrichement d'une parcelle en vue d'une culture, le premier soin du paysan était de l'enclore, les talus et barrières constituant un obstacle pour le bétail et non une délimitation de propriété.

Ces clôtures, qui sont peu à peu devenues permanentes, étaient plantées d'arbres qui fournissaient le bois de chauffage et de construction.

Le mouton semble avoir eu une grande importance en Bretagne. VALLAUX (1908) parle de grands troupeaux de moutons dans l'Arrée.

Ils appartenait à des races rustiques adaptées au pacage des landes. Ils étaient petits et noirs et paissaient en complète liberté et sans soin sur les landes, du 15 mars à la Saint-Michel (29 septembre).

Les bovins étaient également représentés. Ils n'étaient pas élevés méthodiquement. Les vaches fournissaient le lait, tandis que les bœufs étaient utilisés pour la traction des chariots.

Il y avait aussi une race chevaline spéciale, de petite taille et peu apte au trait.

A la fin du XIX^e siècle l'élevage change d'aspect en Basse-Bretagne. Il faut y voir, une fois de plus, une conséquence de la disparition des communs; les races primitives évoluent ou disparaissent et l'élevage commence à prendre le pas sur les cultures en relation avec l'irrigation des prairies. La transhumance des bœufs et vaches qui venaient de villages éloignés tels Pleyben jusque dans les Monts d'Arrée et qui avait lieu pendant la belle saison de juin à septembre, est abandonnée.

De même, la diminution des landes (1) et l'augmentation du nombre de clôtures, en relation avec l'apparition de la propriété individuelle, ont porté un coup mortel à l'élevage du mouton indigène.

Cette évolution s'est poursuivie jusqu'à nos jours, grâce à l'amélioration des circuits de vente, des voies de communication, grâce aussi à l'utilisation plus intensive des engrais et des semences sélectionnées.

Cependant le problème des landes étant toujours d'actualité, des tentatives de réintroduction des ovins dans les Monts d'Arrée sont à l'étude.

(1) Cette diminution est d'ailleurs toute relative: on compte encore 170 000 ha de landes dans le Finistère en 1903.

BIBLIOGRAPHIE

- DUBOIS (G.) et (M.), 1938. — Tourbes du Cragou. *C.R. Acad. Sc.*, **206**, 852-853.
- DUBOIS (G.) et (M.), 1945. — Tourbières du Mont-Saint-Michel-de-Brasparts (Finistère). *C.R. Soc. Geol. Fr.*, **14**, 204-205.
- DUCHAUFOR (Ph.), 1948. — Recherches écologiques sur la Chênaie atlantique française. *Ann. Ec. Nat. Eaux et forêts*, Thèse Nancy, 332 p.
- GIMMINGHAM (C.H.), 1972. — *Ecology of Heathlands*. Chapman et Hall, London, 266 p.
- GIOT (P.R.), BRIARD (J.) et L'HELGOUACH (J.), 1969. — Histoire de la Bretagne et documents de l'histoire de la Bretagne. *Coll. Univers de la France*, Toulouse, 2 vol.
- IVERSEN (J.), 1949. — The influence of prehistoric man on vegetation. *Danmarks Geologiske Undersøgelse*, Raekke, 4, n° 6.
- LE CORRE (P.), 1974. — Influence de l'action humaine sur la stabilité et l'évolution des paysages dans les landes des Monts d'Arrée. *Mémoire D.A.A.*, Rennes, 63 p.
- NADAUD (H.L.), 1828. — Mémoire sur les terres vaines et vagues et les biens communaux, Rennes.
- VALLAUX (G.), 1908. — La nature et l'homme en Montagne d'Arrée. *Bull. Soc. Archeol. Finistère*, **35**, 96-102.
- VAN ZEIST (W.), 1963. — Recherches palynologiques en Bretagne occidentale. *Norols*, **37**, 5-19.
- VAN ZEIST (W.), 1964. — A paleobotanical study of some bogs in western Brittany. *Overdruck mit paleohistoria*, 10.

PRELIMINARY RESULTS OF FIELD-WEAR TRIALS OF AMENITY GRASSLANDS AND HEATHLANDS IN SOUTH-EAST ENGLAND

by Carolyn M. HARRISON

Department of Geography, University College London, London WC

Heathlands in south-east England are used for informal recreation by large numbers of visitors each year. Some popular sites, as for example Frensham Common in Surrey, have experienced such heavy visitor use that the damage to vegetation and resulting soil erosion has caused the management agency to restrict public access and to initiate a costly restoration scheme (STREETER, 1976). Other heathland sites such as Ashdown Forest in Sussex have not experienced these problems to the same extent but a number of other sites, small and large in size, are characterized by gullied paths and tracks and by eroded areas. In order to examine how vulnerable heathland areas are to wear by trampling, a series of field experiments have been initiated by a research team in the Department of Geography at University College London. The primary aim of these experiments was to devise a means of ranking a range of different semi-natural habitats according to their vulnerability to measured amounts of trampling. Heathland and acidic grasslands were included in the study along with grasslands on poorly drained clays and basic grasslands developed on free draining clay with flints over chalk. By comparing the effects of a measured amount of trampling across a range of habitats we hoped to be able to provide an estimate of which habitats were the most tolerant to use by visitors.

THE EXPERIMENTAL METHOD

(i) THE STANDARDIZED PROCEDURE.

LIDDLE (1975 a) suggested that the vulnerability of plant communities to trampling could be estimated by walking on a previously unworn area of vegetation and counting the number of passes that reduced the cover or biomass to 50 % of its original value. He believed that the figure obtained in this way could be used as an index to compare the effect of trampling on different vegetation types. Building on Liddle's approach we chose to examine the relative vulnerability of heathland and grassland communities to use in summer, use in winter and use all-the-year round. Experimental plots were laid out on one heathland community, two acidic grasslands and on two grasslands on soils developed on clay-with-flints over chalk (Table 1). The plots were 6 m by 5 m; summer and winter treatments were replicated once each and there was one, all-year treatment. The trampled strips were separated by five control strips for vegetation measurement and three control strips for soil measurements (Fig. 1).

TABLE 1
Site description

Location and community type	Soil and parent material	Summer Soil ¹ moisture range	Soil pH ² range	Management	Species composition
a) Happy Valley Park neutral grassland	Deep brown earth (>40cm) on clay with flints over chalk	22-47%	6.5-7.5	Mown annually	<i>Arrhenatherum elatius</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Agrostis canina</i> dominant, with <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Trisetum flavescens</i> , <i>Alopecurus pratensis</i> and <i>Phleum pratense</i> . Other species include <i>Centaurea nigra</i> , <i>Galium verum</i> , <i>Cirsium arvense</i> .
b) Farthing Down Chalk grassland	Shallow (<1m) rendzina soil on clay with flints over chalk	14-24%	6.0-7.5	Mown annually	<i>Arrhenatherum elatius</i> , <i>Agrostis canina</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Holcus lanatus</i> dominant. Also present are <i>Festuca rubra</i> , <i>Trisetum flavescens</i> , <i>Phleum pratense</i> , with <i>Centaurea nigra</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Pastinaca sativa</i> , <i>Leontodon hispidus</i> .
c) Epsom Common acid grassland	Gleyed soil at 30cm on silty London clay	11-25%	5.4-5.6	Unmanaged	<i>Holcus lanatus</i> , <i>Agrostis scolonifera</i> and <i>Arrhenatherum elatius</i> dominant. Occasional <i>Galium saxatile</i> , <i>Potentilla erecta</i> , and <i>Rumex acetosella</i> .
d) Redhill Common acid grassland	Podzol on acidic Lower Green sand	10-33%	4.4-4.7	Mown annually	<i>Deschampsia flexuosa</i> and <i>Holcus lanatus</i> co-dominant with <i>Agrostis tenuis</i> . <i>Pteridium aquilinum</i> present with occasional <i>Galium saxatile</i> and <i>Rumex acetosella</i> .
e) Keston Common Calluna heathland	Podzol on acid pebble sands of Blackheath beds	21-44%	3.7-4.7	Unmanaged	<i>Calluna vulgaris</i> dominant with <i>Deschampsia flexuosa</i> . Seedling regeneration of <i>Betula verrucosa</i> and <i>Quercus</i> spp.

Footnotes: 1 Range from six samples taken weekly over the summer trampling period, calculated gravimetrically.

2 pH range from six surface samples.

(ii) THE LEVELS OF TRAMPLING.

Estimates of the level of use by visitors on a summer weekend day were made at twelve sites in May, June and July. The average weekend day usage was estimated to be 400 people per site, so that this level formed the basis for a weekly summer treatment in the experiments. The two treatment strips, ST and YT on Figure 1 were trampled 400 times each week for five weeks from the end of June 1978, yielding a total of 2,000 passages. As a result our experiments were designed to examine the effects of 400 people channelled along one path. The treatments were applied by three workers, each weighing approximately 60 kg and wearing wellington boots. All the strips were allowed to recover for a period of seven weeks before a final record was made.

The level of treatment in winter was decided in a similar manner. A survey of visitors at the same

twelve sites in February recorded the numbers of people in grassland and heathlands. On the basis of this survey, experimental winter trampling levels were set at 100 passages each week. Winter and year-long treatment strips were trampled a total of 400 passages during March and all the strips were allowed to recover for a further six weeks before the final record.

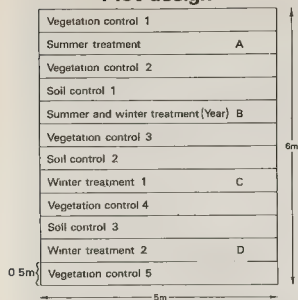
RESULTS

(i) SUMMER TREATMENTS (Figures 2 & 3).

(a) Loss of live cover (Fig. 2).

All the treatment strips show a loss of live cover during the treatment; most sites showing a minimum of cover after 1,200 to 1,600 passages (week 4-5).

Plot design



Single replicates of A and C are provided by B (summer treatment) and D respectively

FIG. 1. — Plot design.

Percentage Live Cover of Summer Treatment Plots

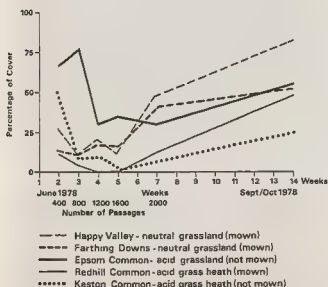


FIG. 2. — Percentage live cover of summer treatment plots.

The sites on the acid heathland lost their cover continuously (i.e. Keston Common and Redhill Common); the former is a community in which *Calluna vulgaris* and *Deschampsia flexuosa* are co-dominant, and the latter is an acidic grass community in which bracken (*Pteridium aquilinum*) is invading a grassland dominated by *Agrostis tenuis*, *Deschampsia flexuosa* and *Holcus lanatus*. The third acid grassland, at Epsom Common, shows a similar decline. At this site *Arrhenatherum elatius*, and *Agrostis stolonifera* are co-dominant with some *Holcus lanatus*. In contrast to these acid grass and heathland sites, the more basic grasslands at Happy Valley and Farthing Down (on clay with flint soils over chalk) actually show some gain in cover during the treatment.

(b) *Relative cover* (Fig. 3).

Relative cover is a means of expressing changes in the cover of the treatment strips as a percentage of the cover on the adjacent control strips. It thus allows some account to be taken of the growth characteristics of the community as a whole during the

Relative Cover of Summer Treatment Plots

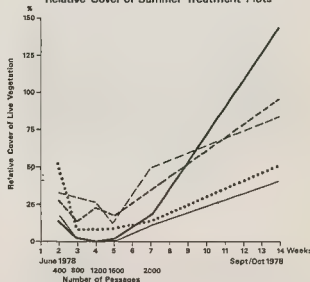


FIG. 3. — Relative cover of summer treatment plots.

period of treatment. All the strips showed a 50 per cent reduction in relative cover after the first treatment of 400 passages (week 2) and this reduction continued on the acid grass and heathland sites (Keston and Redhill) up to 1,600 passages when relative cover was only < 10 per cent. Some recovery was experienced on all the plots during week 5-7. This needs some explanation. The two-week period which lapsed between week 5 (1,600 passages) and week 7 (2,000 passages) was unintentional, but it does show that the withdrawal of trampling for only two weeks during the growing season can allow any of the sites to make some recovery.

(c) *Recovery* (Fig. 3).

A period of seven weeks elapsed after the end of the summer treatment of 2,000 passages. Every site made some recovery during this period, although the rates were different. The most spectacular recovery occurred on the acid grassland at Epsom Common. At the end of the seven week recovery period this plot had 50 per cent live cover and a relative cover of about 150 per cent. That is, there is some evidence for this community, which is an uncut, acidic grassland on London Clay, that trampling has actually extended the growing season. All the other plots recovered more slowly, although all but the acid *Calluna* heath at Keston Common and acid *Holcus/Deschampsia* grassland at Redhill regained 50 per cent live cover by the end of the recovery period. Relative to the vegetation of the control plots, the two sites on basic, clay-with-flints over chalk (Happy Valley and Farthing Down) achieved > 75 per cent cover, but the heath and acid did not even achieve 50 per cent relative cover even at the end of the recovery period

(d) *Ranking of vulnerability for summer treatments.*

Our expectation that different environments could be ranked on the basis of their response to a standard level of wear was not realised. This was because all the sites showed a 50 per cent reduction in

relative cover after the first treatment of 400 passages, so that on this basis all were equally vulnerable. However, the acidic heath at Keston Common showed a somewhat greater initial resilience than the other sites. This may in part be a product of the morphology of the dominant *Calluna*, which as an evergreen shrub produces a live cover which is more enduring than that of graminaceous species. However the initial resilience of this community was reduced after 800 passages and its subsequent recovery was slow.

A basis for the ranking of vulnerability could only be achieved by using the rates of recovery after the withdrawal of trampling. We therefore adopted the number of weeks required to achieve a 50 per cent relative cover as the criterion for resilience. The grasslands on the clay-with-flints over chalk (Happy Valley and Farthing Downs) achieved this at the end of the treatment period. Epsom Common (acidic grassland on a gleyed, London clay soil) needed about two weeks to recover. Neither the acid *Calluna* heath (Keston Common) nor the *Holcus-Deschampsia* grass (Redhill) achieved 50 per cent relative cover value by the end of the recovery period (seven weeks after the treatment finished). In other words the appearance of the path worn during the treatment period was very marked on the acid heath and grassland after seven weeks, was marked on the grassland on the acid gleyed soil because it has $\approx$ 50 per cent more green cover than its control plots, and was least marked on the basic grassland sites. The heath and acid grass plots on free-draining sands recovered half as quickly as the other sites.

(ii) *WINTER TREATMENTS* (Figures 4 & 5).

The winter treatment consisted of 100 passages each week for four weeks during February and March.

(a) *Loss of live cover* (Fig. 4).

All the sites showed a reduction in live cover through the four week treatment period and live

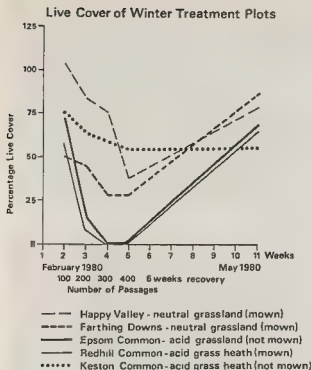


FIG. 4. — Live cover of winter treatment plots.

cover was its lowest at the end of the 400 passages. The two acid grassland sites, Epsom Common and Redhill Common exhibited a dramatic decline in live cover after 100 to 200 passages. No live cover was recorded for these two sites after the end of the treatment.

(b) *Relative cover* (Fig. 5).

50 per cent reduction relative cover was achieved on the two acid grassland sites after 200 passages, and after 400 passages on the basic grassland on deep clay-with-flints at Happy Valley. Two sites, the *Calluna* heath at Keston Common and the grassland on thin clay-with-flints over chalk at Farthing Down retained a relative cover of 75 per cent at the end of the winter treatments.

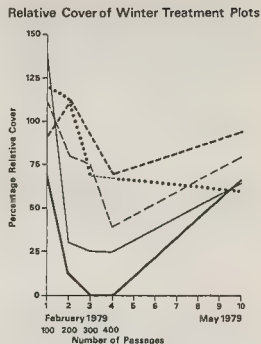


FIG. 5. — Relative cover of winter treatment plots.

(c) *Ranking of vulnerability for winter treatments.*

It is possible to rank the sites using the number of passages required to reduce relative cover by 50 per cent. The acid grassland sites, on poorly drained, gleyed soils and freely drained, podsolized soils were the most vulnerable to winter trampling, and the basic grassland on deep clay-with-flints was also vulnerable. The basic grassland on the freely draining thin, clay-with-flints over chalk and *Calluna* heath on the free draining, podsolized soils were least vulnerable.

(d) *Recovery.*

A ranking based on recovery rates after the winter treatment gave the same position as that based on loss of relative cover, save in one respect. It was noticeable that the treatment strips on the *Calluna*

-dominated heathland showed a decline in cover relative to the respective vegetation controls during the recovery period, suggesting that only during the active growing season was the full effect of winter wear made evident. On the basis of these results heathland is approximately one-third more vulnerable than chalk grassland sites.

(iii) YEAR TREATMENTS.

Treatment on these plots consisted of 2,000 passages during the summer, a winter recovery period, a winter treatment of 400 passages and a second recovery period.

(a) *Loss of live cover* (Fig. 6).

At the start of the winter treatment on the year plot the overall cover on all the treated plots was less than 75 per cent, that is, none of the sites had regained their full cover after the summer treatment; the lowest live cover being recorded on the *Calluna* heathland plot. On this site, the year plot at the start of the winter treatment had made little recovery from the summer trampling. The most rapid decline in live cover during winter treatment occurred at this site and on the acid grassland on gleyed clay at Epsom Common. The decline on the acid grassland on freely draining sands at Redhill was almost equally fast. The two basic grasslands on clay-with-flints lost cover until they had suffered 2,300 passages, but regained their initial cover values after 2,400 passages, presumably with the onset of the growing season.

(b) *Relative cover* (Fig. 7).

Relative to the control plots, the cover on the treatment strips was high at Epsom Common and Happy Valley. Both have clay soils; the former is poorly drained and the latter well drained. The high cover relative to the control plots on these sites may

suggest that autumn and winter regrowth has been stimulated by the summer period of trampling. At Redhill (acid grass over free draining sands) and Farthing Down (thin clay-with-flints soil over chalk) the cover on the treatment strips was comparable to that on the controls suggesting that the summer trampling damage has been repaired. Only at Keston Common (*Calluna* heath on podsolized sands and gravels) did the treatment strip have very low cover indicating that the effects of the summer wear are more enduring. However most trampled plots showed a decline in relative cover through the winter treatment period.

A second set of observations relating to winter use throws some light on another aspect of use, that is the appearance of bare ground. When percentage bare ground for each plot is examined at the end of the winter treatment period on the year plots, it is found that the clay sites are 4-5 times more vulnerable than the grass and heathland sites associated with the sands and gravels. On these latter sites the considerable depth of humus and rooting mat (8 + cm) acts as a buffering medium and prevents the formation of bare ground.

(c) *Recovery*.

All treatment plots show that cover relative to the controls declines during the spring period of recovery. This suggests that there was a cumulative effect of winter trampling after summer wear, and that this cumulative effect is most pronounced on the *Calluna* dominated community. The acid grassland plot on the free draining sand has 25 per cent relative cover established at the end of the six week recovery period and the two basic grasslands over chalk and the acid grassland on London clay have achieved a 50 per cent cover by the end of the period. The resilience of the basic grasslands measured in terms of their ability to recover from the year-round wear is seen to be all the more remarkable considering the high percentage of bare ground present on the year-plots before the recovery period.

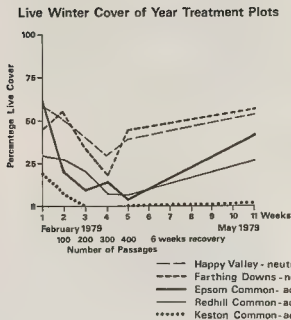


FIG. 6. — Live winter cover of year treatment plots.

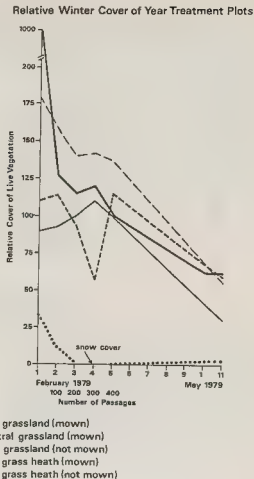


FIG. 7. — Relative winter cover of year treatment plots.

By comparison the slow recovery of the acid grassland on sands and the *Calluna* plots reinforces their overall vulnerability.

DISCUSSION

Table 2 presents the rankings of each plot for each of the three treatments, based on the relative cover percentage at the end of each recovery period.

The first point to emerge is that the recovery rankings for the year-long and winter treatments parallel a soil pH gradient. There was little or no recovery of the heath and grassland communities on acid freely draining sands and gravels of pH 4.5; there was better recovery of grasslands of pH 5.5; the grasslands on soils with pH 6–7 recovered most. Figure 8 illustrates this relationship more clearly for the recovery of year-long treatment plots.

The second point to emerge is that while soil pH can be used as a general indication of the ecological vulnerability of a site, this is not true for seasonal

TABLE 2

Facet Type	Characteristics	Site Location
1	Flat grassland, well-drained permeable soils	{ Happy Valley Park Farthing Downs
9	Flat heathland, well-drained permeable soils	{ Keston Common Redhill Common
7	Flat grassland, poorly-drained impermeable soils	Epsom Common
13	Flat, impenetrable woodland, well-drained permeable soils	Happy Valley Park
17	Flat permeable woodland, well-drained soils	{ Tiburstow Hill Keston Common
16	Flat impenetrable woodland on poorly-drained, impermeable soils	Epsom Common

vulnerability. The most obvious difference is in the early appearance of bare ground during the winter treatment on the soils developed on the clay substrates. By comparison, the acid grassland and heathland on free draining sands and gravels are more resilient. This difference may in part be explained by soil structure and in particular by the puddling of clay soils. The depth of litter, humus and rooting

mat on the acid heath and grassland soils may serve to act as a protective buffer, although the presence of active gullies on paths in these heaths and acid grasslands suggests that once this protective cover is broken the underlying sands and gravels are easily eroded. The use in winter of grasslands developed on clay substrates is therefore potentially more damaging than their use in summer, and while continuous use in winter may not lead to gullying, it is likely to lead to the widening of a path as people avoid puddles. If the appearance of a site is important to its manager then either the users may need to be channelled more closely in winter, or the surfaces of the paths may need to be reinforced.

Thirdly, our results show that the use of the acid heaths and grasslands in summer is more damaging than their use in winter but on these sites the morphology of the vegetation has a bearing on their relative vulnerability and recovery. Grassland communities are more tolerant to summer and all-year trampling than *Calluna*-dominated communities. Our results suggest that *Calluna* communities are at least twice as vulnerable as grasslands developed on

Relative Recovery Rates of Year Treatment Plots

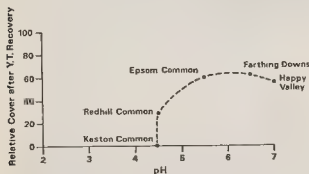


FIG. 8. — Relative recovery rates of year treatment plots

similar substrates. In consequence paths are likely to be less easy to maintain on *Calluna* heathlands unless gullying and erosion are accepted, or unless the rate of use in summer is to be reduced, or unless there is a once-and-for-all capital outlay in creating new grassland areas

Finally, our results confirm the general observation that year-round use causes cumulative changes in the vegetation cover of a site. Even though most year-long treatment plots started the winter treatment period with a higher live-cover than their respective control plots, all had a reduced live cover of 60 per cent or below after the winter treatment and the spring recovery period (see Fig. 7). Whether or not this reduction in cover also reflected a shift in species composition could not be fully answered by our study.

CONCLUSION

This study of the resilience of a range of different plant communities to wear by trampling raises two points of general relevance to the ecology of heathlands. First, LIDDLE (1975 b) suggested that a theoretical relationship existed between ecological vulnerability and the primary productivity or biomass of vegetation. Our results confirm the general trend suggested by his work and show that *Calluna*-dominated heathlands are two to three times more vulnerable to wear than grasslands developed on substrates of similar nutritional status, and are six to seven times more vulnerable than grasslands on clay substrates of higher nutritional status. Second, the heathland flora in general appears to offer few species which are tolerant to trampling or species which are capable of colonizing nutritionally poor, open sites subject to trampling. Using the terminology of GRIME (1979), the heathlands path is a high stress-high disturbance environment, and as such no group of plants appears able to survive on it. As a result heathland paths may deteriorate quite rapidly,

particularly if the protective buffer provided by acid, mor humus is broken to expose highly erodible substrates of sands and gravels. The rehabilitation of such eroded areas is likely to involve the exclusion of people, the importation of species largely adventive to the heathland flora and the application of mulches and fertilizers to improve the establishment success of the vegetation. In south-east England the initial vulnerability of the heathland vegetation and the high erodibility of the underlying substrates conspire to produce an environment which is poorly adapted to all but very low levels of use by visitors, and an environment that is likely to prove costly to manage unless visitors are directed to grassland areas specifically managed for recreational use.

ACKNOWLEDGEMENT

This work forms part of a study sponsored by SSRC entitled: Land for informal recreation: a geographical analysis of provision and management priorities. The field experiments could not have been conducted without the assistance of Susan WALKER, Elizabeth SUTTON, Jim JEWELL and Brian SLOANE. I would also like to thank the owners and managers of those sites on which the experiments were conducted.

REFERENCES

- GRIME (J.P.), 1979. — *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Chichester, 222 p.
- LIDDLE (M.J.), 1975 a. — A selective review of the ecological effects of human trampling on natural ecosystems. *Biol. Conserv.*, 7, 17-36.
- LIDDLE (M.J.), 1975 b. — A theoretical relationship between the primary productivity of vegetation and its ability to tolerate trampling. *Biol. Conserv.*, 8, 251-255.
- STREETER (D.), 1976. — Problems of management of amenity grassland, in *Amenity Grassland* ed. S.E. Wright, Wye College, Kent, p. 8-15.

THE IMPACT OF SEVERE FIRE ON *CALLUNA* MOORLAND IN THE NORTH YORK MOORS

by E. MALTBY

Geography Department
Exeter University

ABSTRACT

Morphological, vegetational, chemical and microbiological effects of severe fire on *Calluna* moorland are described in a study site of 32 ha on Rosedale Moor, North Yorkshire. Approximately 19.2×10^6 kg dry weight equivalent of peat was included in the area subjected to fire in 1976. More than 75 % of this material was ignited completely or has been eroded subsequently. Relative enhancement in mineral nutrients is detected for some surfaces but increased solubility leads to rapid leaching losses of K, Na and Mg. Physical changes in residual 'charred' peat inhibits recolonization and leads to continued erosion. The pattern of vegetation recolonization on different morphological surfaces is described. Extensive areas of bare peat and mineral surface still existed in 1979. Most rapid recolonization occurred on peat which had been completely ashed. A strong microbiological response to least-severe burning coupled with a C/N ratio which declines rapidly with depth in 'control' moorland brings into sharp focus the question of long term stability of the peat cover. Observations are discussed in relation to the normal and continued practice of prescribed burning. Alternative management strategies for severely burnt and eroded areas are outlined. The pedogenic and ecological implications of extending alternative management strategies to 'intact' moorland are examined from preliminary empirical data.

1. — INTRODUCTION

1.1. HISTORICAL CONTEXT.

The development history of upland heaths and moorlands in Britain is intimately but often disputedly connected with human intervention. Whilst the early writings of ELGEE (1910, 1912, 1914) stressed the importance of climatic variables in accounting for the general occurrence of *Calluna*-dominated communities in north-east Yorkshire, he was clearly aware of the interdependence of physical and biotic factors including 'even the works of man' in fully characterising the moorlands (ELGEE, 1914). Subsequent workers using pollen analysis have demonstrated that woodland almost universally preceded the upland heaths and moorland (GIMINGHAM, 1972). However, elucidation of the precise nature and relative significance of human and environmental factors on the genesis of these acidophilous communities has generated considerable debate. Whatever the trigger bringing about such fundamental vegetation changes, it is clear that alteration of the ecosystem in prehistoric times was associated with major pedogenic transformations. The investigations

of DIMBLEBY (1962), CASE *et al.* (1969), MOORE (1973) and CRABTREE and MALTBY (1975) provide strong corroborative evidence that many contemporary heath and moorland soils and peats have developed from brown earth, brown forest or brown podzolic profiles supporting pre-Bronze Age deciduous woodland. It is perhaps significant to point to the observations of MOORE (1975) who concluded that major hydrological changes, sufficient to initiate upland peat development, could be attributed to forest clearance without any sudden climatic change. Nevertheless the frequent coincidence between periods of climatic deterioration and the onset of peat formation on previously wooded upland areas belies any simple or universal account of such ecosystem changes.

The development of large tracts of upland completely dominated by *Calluna vulgaris* is a relatively recent phenomenon. Extensive sheep grazing in the Middle Ages coupled with the practice of burning to stimulate, in particular, young heather growth, encouraged the development of *Callunetum*. The trend in the English uplands owes much to the farming activities of medieval monasteries. The Cistercians pioneered the expansion of grazing on the North York Moors but there is palynological evidence that *Calluna* greatly expanded only after early grazing pressures were later relaxed (ATHERDEN, 1976 b). Exclusion of many other species and the formation of a *Calluna* monoculture has been finally effected within the last 200 years by regular rotational burning to improve or at least maintain stocks of Red Grouse, *Lagopus lagopus scoticus* as the value of this game bird in the sporting and recreational context increased.

There is general agreement that a prescribed rotational burning management régime has been responsible for the development and maintenance of almost pure stands of even-aged *Calluna vulgaris* occupying wide sweeps of upland terrain (GIMINGHAM, 1970). It is quite clear, however, that the possible long term ecological consequences of a continued burning ('swaling') policy are less clearly understood. GIMINGHAM (1972) concluded that care-

fully controlled burning may maintain a good *Calluna* crop without significantly depleting the ecosystem of nutrients. He further points out, however, that a) there is probably no check to progressive podzolisation and translocation of nutrients to lower levels in the soil profile and out of rooting depth and b) where control is less effective and especially beyond certain limits of climate and vegetation, erosion and rapid deterioration of the ecosystem may occur (GIMINGHAM, 1970, 1972).

1.2. RATIONALE OF PRESENT INVESTIGATION.

The present contribution is to question the long term future of the *Calluna* moorland ecosystem. This is approached primarily through an examination of the effects of serious fire damage on traditionally managed heather moorland.

The investigation was prompted by fire events associated with the exceptional drought conditions affecting England and Wales (Scotland being relatively unaffected) and much of Western Europe in 1976. There is, however, a broader rationale to the approach which is emphasised by several observations.

1. Prescribed fires or poor burning practice under the traditional management régime occasionally develop into uncontrolled and severe fires (e.g. McVEAN and LOCKIE, 1969). Plate 1.

2. Areas affected by severe fires in the past have exhibited no signs of recolonisation even after 70 years or more but conversely demonstrate evidence of progressive and accelerating erosion (ELGEE, 1912; MALTBY, 1970). Plate 2.

3. The onset of pronounced gully development has occurred in some areas within the last 200 years and is attributed to prescribed burning of moorland (CURTIS, 1975). Plates 3 a-c.

4. Evidence suggests that the frequency of uncontrolled (and severe) fires can only increase as recreational pressures rise in the countryside (Fig. 1).



PLATE 1

Over-extensive burning of Calluna but depicting general character of severe swaling of moorland.



PLATE 2

Glasdale Head, North York Moors Area affected by severe fire 70 years ago showing no signs of revegetation but progressive erosion revealing 'periglacial' surface and occasional remains of later woodland cover



PLATE 3

- a) Horness Gnff, Levisham Moor, North York Moors. Historical gully induced by moorland burning altering run off.
 b) Moorland soil buried by eroded mineral material exposed in gully section.
 c) Headward extension of gully showing relationship to *Calluna* moorland with 'swidden' (recently burnt area) to left.

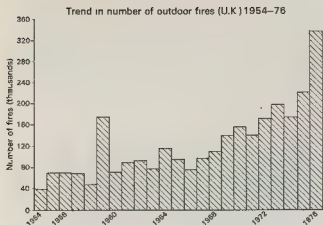


FIG. 1 — Trend in number of outdoor fires in U.K. 1954-1976.

1.3. DIMENSIONS OF THE EXCEPTIONAL ENVIRONMENTAL CONDITIONS OF 1976.

May 1975 to August 1976 was the driest period in England and Wales since 1727 when records officially began, and the event has been described in terms of a 1 in 500 recurrence interval (MORRIS and RATCLIFFE, 1976). In England mean daily maximum temperatures 23 June-8 July 1976 were 10 °C above normal values. There were approximately 193,000 vegetation fires attended by the Fire Brigade in the U.K. in 1976, approaching four times the 1974 figure (MALTBY, 1980). However, examination of the long term trend (Figure 1) reveals a general increase in the number of outdoor fires which belies any simple relationship between fire hazard and weather conditions. The trend is at least partly explained by increasing recreational use of the countryside with a consequent increase in the hazard from accidental or malicious sources.

There were 62 uncontrolled peat or vegetation fires in the North York Moors National Park between 31 March and 7 September. Three of these peat fires burned at depth in some locations for more than three months and affected more than 11 km² of the region's heather moorland. Other moorland

and heathland regions also experienced major fire damage.

1.4. EVIDENCE OF EARLIER SEVERE FIRES ON THE NORTH YORK MOORS.

Extensive moorland fires are by no means unprecedented. In the case of the North York Moors ELGEE (1912) recorded a large fire on the Guisborough moors in March 1904 and another on Kempswithen in 1909 which left in its track a 'black cindery waste'. Deep peat fires are also noted to have occurred at the heads of Iburndale and Glaisdale. Recent observations at the latter site have demonstrated the lack of vegetation and progressive erosion during this century (Plate 2). It is unfortunate that no systematic record has been collated of similar large scale fires but game — keepers describe their occurrence throughout the last fifty years.

2. — STUDY AREA

2.1. RELIEF AND GEOLOGY.

The North York Moors form an isolated, compact Jurassic upland in north — east England (figure 2). The area is dominated by an extensive plateau surface comprising mainly grits, sandstones, shales and clay shales of the Ravenscar Group (Deltaic Series). Low angles of dip of these rocks are largely responsible for the lack of steep slopes on the upland which rises to a maximum elevation of 454 m. The upland plateau is incised by deep valleys ('dales') and the pattern of dissection is such that a central moorland watershed at an altitudinal range of 305-427 m trends west — east with fingers of moorland extending north and south on the interfluvial ridges ('riggs') separating the lowland dales.

Although the upland surface was not overridden by ice during the last glacial advance it was clearly

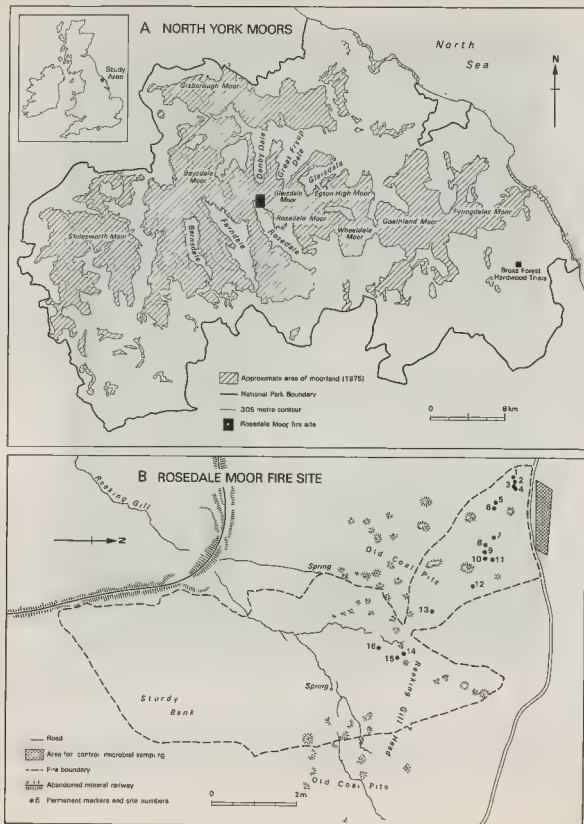


FIG. 2. — Location map a) North York Moors, b) Rosedale Moor fire site details.

subjected to strong periglacial modifications. This has resulted in marked congelifraction, disorientation and downslope mixing of bedrock strata. Solifluction deposits commonly mask solid geology and modify significantly slope angles.

2.2. SOILS.

Calluna monoculture, producing a landscape mosaic of varied but internally even — aged community stands, characterised most of the 528.6 km² of unenclosed land which comprised in 1975 37 % of the total area of the North York Moors National Park (the administrative boundaries of which are approximately coincident with topographic limits of the upland). *Callunetum* occurs on a variety of soil profiles ranging from humus — iron pan stagnopodzols, generally over sandstones and grits to the stagnohumic gleys which characterise the more poorly drained clays and clay shales, or simply wetter hollows. Type soil profiles are described in BENDELOW and CARROLL (1976). *Callunetum* extends also over blanket peat which in places exceeds 3.5 m in depth. The blanket peat generally comprises *Eriophorum* and *Sphagnum* remains and the vegetation succession to *Calluna* almost certainly indicates some drying out of the peat (TANSLEY, 1968). It is the association of heather with prominent organic horizons or thicker peat deposits from which description of these areas as moorland rather than heathland probably originates. Local terms do in fact distinguish between 'fat' moor and 'thin' moor depending on the presence or absence of true peat under the vegetation (ELGEE, 1914).

2.3. VEGETATION HISTORY.

The vegetational history of the region has been exceptionally well documented and palynologists have been working on palaeoenvironmental reconstructions for over half a century. The pattern of vegetation change, peat accumulation, soil degradation and the

inferred environmental and human influences responsible can be examined in ERDTMAN (1927), DIMBLEBY (1962), SIMMONS (1969), CUNDILL (1971), JONES (1971), SIMMONS and CUNDILL (1974 a, b), ATHERDEN (1976 a, b) and SPRATT and SIMMONS (1976). From her investigation of the regional pollen spectra preserved in Fen Bogs, ATHERDEN (1976 b) concluded that whilst the first real expansion of *Calluna* followed the major clearance of the Iron — Age/Romano — British period, the development of the *Calluna* moorland as it appears today has occurred only in the last two centuries.

2.4. CONTEMPORARY CLIMATE.

Annual rainfall totals for the moorland plateau are relatively low compared with other upland areas in Britain and amounts exceeding 1140 mm. (45 in.) are considered exceptional. Winters are cold with a January mean of 1.7 °C and summers cool (July mean 12.7 °C). On average snow may lie for 45–80 days depending on altitude and there are 75 days with frost.

2.5. ROSEDALE MOOR FIRE SITE.

The fire which started 17 August 1976 burnt over 32 ha. of moorland at the head of Rosedale (figure 2 b) and continued until heavy rainfall in September finally extinguished the smouldering peat. The site occupies mainly gently sloping land (commonly < 3°) on the southern flank of the moorland plateau surface. The fire affected principally *Callunetum* on thin blanket peat or peaty horizons of gleyed and podzolised profiles within an altitudinal range of 380 — 405 m. It extended down the steep bracken — invaded and boulder — strewn slopes of Sturdy Bank until terminated at the course of an abandoned mineral railway line at about 336 m. elevation.

Before the fire, peat depth ranged from zero in small areas which had been eroded as a result of

earlier burning, to about a metre in wetter hollows and spring sites around Reeking Gill Head. The depth of surface peaty horizons averaged 30 cm. over the north — western part of the fire. This depth is maintained at the periphery of the burnt area in undamaged moorland.

Sub-peat material varies from clay — shales which in some cases show evidence of solifluction and produce deep, thoroughly gleyed profiles (figure 3) to flaggy moor grit variously disturbed by congelifraction but associated with relatively thin sandy mineral profiles. Remains of *Betula*, *Alnus* and *Pinus* wood at the peat — mineral soil interface, testifies to earlier woodland cover. It is tempting to infer a genetic link between woodland clearance and the sandy wash layer interposed between the mineral profile and surface peat in figure 3. Frequent finds

of worked flint flakes indicate the early association of human cultures with the site. Human activity was also a marked feature of the site in the last quarter of the eighteenth century when thin coal seams were exploited through localised 'bell-pits' (from the underlying 'estuarine beds').

3. — IMMEDIATE EFFECTS OF SEVERE FIRE ON ROSEDALE MOOR

3.1. MORPHOLOGICAL ALTERATION OF MOORLAND SURFACE.

Vegetation cover over the entire area was eliminated, but underlying peat and organic horizons

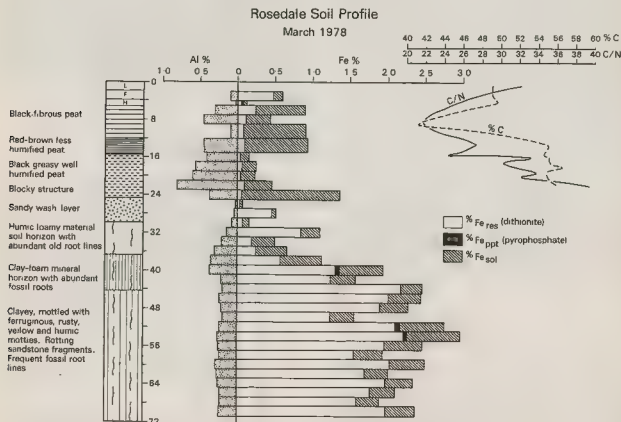


FIG. 3. Analytical details for representative soil profile at the edge of the burnt site, Rosedale (control).
Saggonhumic gley with transported wash horizon

were altered to a varying extent. It was not possible to record actual combustion and fire temperatures but these must have exhibited marked spatial variations in view of the different effects on the peat cover. The degree of alteration of the peat, however, was undoubtedly influenced also by depth, moisture content and the presence of previous desiccation cracks allowing localised entry of oxygen. A number of morphologically distinct categories of fire damage and erosion were identified. Areas were stratified according to the character of residual or transported material which related directly to burning intensity. The nine categories identified are listed in table I together with a tenth which resulted from deliberate efforts to contain the fire. Plates 4 a-f illustrate the morphological features of some of these categories.

Representative sites of all fire-determined conditions were identified by permanent markers. These have been used as control points from which permanent quadrats have been established to record

- a) erosional loss and disturbance of material
- b) surface morphological changes and

c) pattern of vegetation recolonisation.

A complete photographic record has been maintained at approximately three monthly intervals at 16 sites since August 1977.

3.2. OBSERVATIONS DURING AND IMMEDIATELY AFTER THE FIRE.

ALLEN (1964) has noted very significant nutrient losses in the smoke of normal heath fires. These losses are most certainly increased in situations where the underlying peat is also ignited. Such was the heat generated by peat combustion that local thermal currents were generated and on some occasions whirlwinds which resulted in considerable deflation of ash and other particulate material, so compounding any nutrient losses attributable to smoke or normal wind conditions.

Regional drought conditions were terminated in September by exceptionally high and periodically intense rainfall which exceeded 500 mm for the

TABLE I
Morphological descriptions of categories of fire damage

Category	Description	Representative sites
1.	Vegetation and peat fully ignited to powdery red/yellow ash.	3, 4
2.	Vegetation and peat partly ignited to powdery ash and surface reduced to reveal sandstone blocks and some black charred peat.	1, 2
3.	Vegetation completely burnt. Peat partially ignited to black, charred, irregular surface with small ashed hollows	5, 6.
4.	Vegetation completely burnt. Peat charred producing blocky or columnar surface structure, but depth little altered.	7, 9, 11
5.	As 4 but without blocky/columnar surface morphology.	10, 16
6.	Peat exposed in a 'hagg'-form by erosion of ignited upper layers	
7.	Relatively deep and intact peat surface. (Some residual woody <i>Calluna</i> stems). Surface 'crust' (1 cm) sometimes prominent.	15.
8.	<i>Calluna</i> and litter burnt leaving stem bases on stony regolith or exposed mineral soil horizons. Area of surface wash.	12, 13
9.	Area of redeposition of hard granular peat particles.	8.
10.	Peripheral areas disturbed by earthmoving equipment used to seal off fire. Peat bulldozed into ridges exposing corridors at bedrock or mineral soil level	

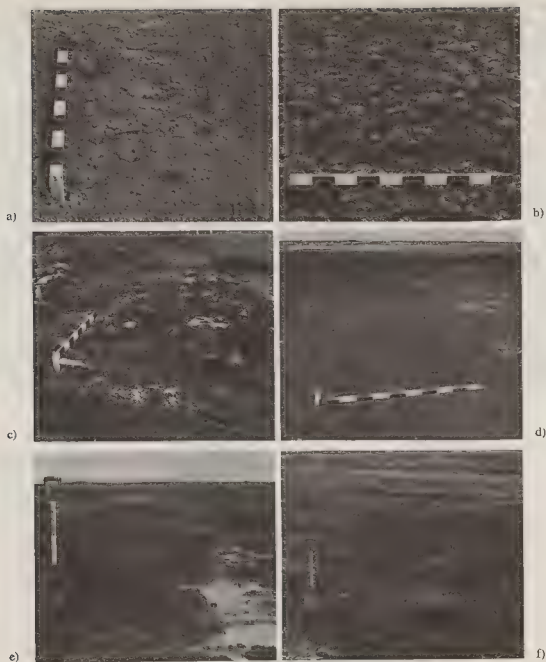


PLATE 4

- a) Vegetation and peat completely ashed. Site 3
- b) Charred peat with columnar structure. Site 7.
- c) Ashed hollows and residual charred peat. Site 2.
- d) Redeposited granular peat. Site 8.
- e) Haggled peat near site 14.
- f) Mosaic of charred and relatively intact peat surface with exposed mineral surface in background.

month. Whilst this extinguished the fire, considerable erosion occurred particularly of the unconsolidated, light powdery ash resulting from organic matter ignition. Depth and gravimetric measurements indicated that some 50 % of completely ashed material was lost due to wind erosion and surface runoff less than two months after the fire (Plate 5). Immediate surface losses elsewhere were not measured specifically, but appeared to be small except in the peripheral bulldozed corridors.

The effect of these has been to collect and concentrate runoff generated in enhanced quantities over the burnt area in the absence of interception and storage by vegetation and absorbent peat cover (Plate 6). Rapid gully development occurred along the fire breaks which converged downslope to effectively extend the Reeking Gill stream and increase its rate of incision.

3.3. VEGETATION RECOLONISATION VERSUS PROGRESSIVE EROSION.

Summary of observations 1976-1979.

It is important to point out that the fire removed totally not only the pre-existing vegetation cover but also reduced considerably (and completely at some sites) the viable seed reservoir. There was no colonisation — in the first twelve months after the fire with the exception of occasional seedlings of *Betula pubescens*, *Digitalis purpurea* and *Epilobium angustifolium* within small hollows and cracks in the charred peat, of *Calluna vulgaris* in slight hollows of exposed mineral material and of bryophytes slowly colonising completely ashed sites.

By October 1977, however, there was an 80-90 % cover of all ashed surfaces by mosses with *Ceratodon purpureus* dominant and *Campylopus pyriformis*, *Polytrichum formosum* and *P. piliferum* also present. Occasionally liverworts, especially *Gymnocolea inflata* also occupied wetter hollows especially in haggd peat and flush areas. All charred peat surfaces including those in close juxtaposition to ashed

material were still completely devoid of mosses with rare algae the only indication of plant cover. Areas of redeposited peat were completely bare whilst where some mixing of mineral material had occurred some algae were observed, particularly where the deposits appeared less mobile. Relatively intact peat surfaces surprisingly demonstrated little indication of recolonisation. Algae and lichens normally gave less than 20 % cover at such sites with no higher plants present.

It was anticipated that development of a dense moss carpet would at least stabilise the extremely mobile ashed material. However, very cold drying winds and frequent freeze — thaw cycles caused desiccation and disruption of the moss carpet which contracted, cracked in angular and often polygonal forms and peeled away from the surface. The dense rhizoid network which had effectively anchored the moss cover to the upper 1-2 cm. of ash maintained the attachment. Strong winds and surface runoff removed the dislodged fragments together with the newly exposed ashed material. Thus what at first seemed to be a protective development in recolonisation proved in the light of seasonal change to be a further factor in accelerating erosion. In January 1978 75-80 % of the ash surface had been re-exposed leaving significantly reduced plant cover except in protected and wetter hollows and flushes.

Significant losses of material occurred progressively from the areas of charred peat under winter conditions. Removal of this material followed a two — stage process. Initially the charred columnar or blocky cinder — like peat was weathered into fine impervious granules, unable to absorb or retain moisture, but very loosely consolidated and highly mobile. Wind erosion and surface wash both contributed to the physical displacement of particles. A positive feedback condition is established since exposure of underlying peat creates further desiccation, oxidation and the breakdown of the peat to unweatherable and physically unstable particles. This same pattern of breakdown and the associated physical properties of the unconsolidated surface make it very difficult for vegetation cover to become established. Needle

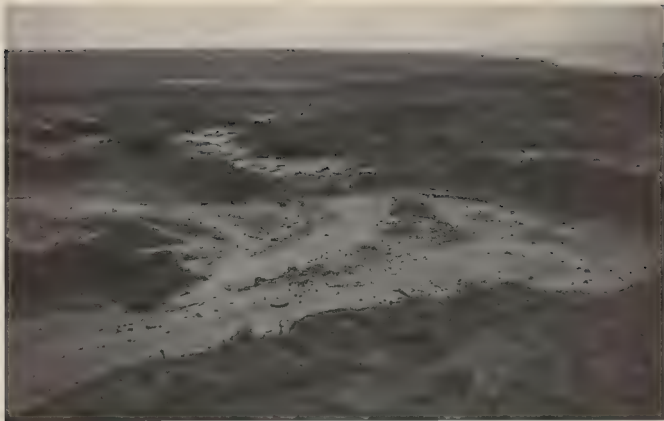


PLATE 5
Erosion of ash immediately after fire, September 1976.



PLATE 6
Concentration of run-off by bulldozed fire-breaks.

— ice (piprake) development, raising peat granules, emphasised surface instability through particle dislodgement. Within 18 months of the fire 5-10 cm surface lowering had occurred in residual ash and charred material, most of which could be attributed to physical erosion rather than subsequent shrinkage. These estimates were exceeded up to ten times along ephemeral wash and gully alignments which emphasised the fundamental alteration of hydrology on the stripped moorland surface.

Observations in the spring, summer and autumn of 1978 revealed progressive recolonisation of the re-exposed but reduced thickness of ash. From less than 10 % in April, moss cover had attained up to 20 % in July and 80 % by October. Except in the protected hollows, however, the total area of recolonisation had declined because of progressive stripping of the ash cover to reveal stone blocks and regolith or patches of incompletely ignited charred peat. *Polytrichum piliferum* and *Ceratodon purpureus* dominated the moss assemblage which also included *P. formosum*, *P. commune*, *Dicranella heteromella* and *Atrichum undulatum*. The dominance of *P. piliferum* is particularly significant in the upland context in that it is normally associated with thin, dry soils which bake during the summer. It is a species which is also very prominent in the much drier heaths of Brittany which were severely burnt, also, in 1976. Its inclusion on the North York Moors perhaps demonstrates the clear importance of surface morphological alteration in determining fundamental microclimatic variation and inducing quite specific vegetation adjustment.

Areas of peat redeposition remained bare, but increases in algal cover were detected on all other surfaces. The only significant presence (but still less than 1 % cover) of *Calluna vulgaris* was on previously exposed stony regolith and mineral soil horizons where clearly fire temperature must have been lower than elsewhere because less combustible material would be available. Regeneration was entirely from seed.

Relatively intact peat surfaces eventually gained some moss cover in October 1978. Although values did not exceed 5 % it does suggest some breakdown,

possibly by mineralisation, of the surface crust which had developed soon after the fire (probably as a result of oxidative/desiccation processes).

The current (May 1979) status of representative sites in terms of recolonisation is summarised in figure 4 and table II. The fact that some sites are

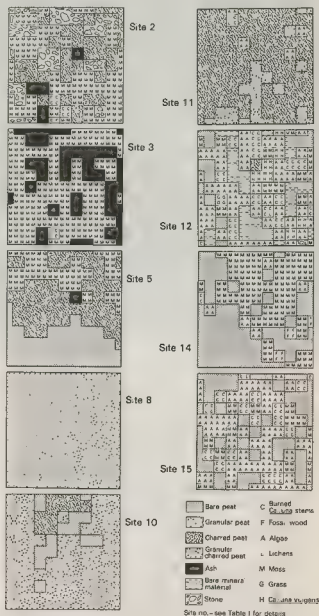


FIG. 4 — Cover analysis in permanent 1 m² quadrats representing different surface morphologies after burning May 1979

TABLE II

Percentage cover values for permanent 1 m² quadrats on different morphological surfaces resulting from fire.
May 1979

Surface morphology and vegetation cover.	SITE															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bare, charred or granular peat.	—	25.6	—	—	75.2	85.1	91.7	100.0	94.2	100.0	95.7	9.1	—	50.4	38.0	100.0
Exposed ash	24.0	4.1	33.9	42.1	0.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Exposed mineral soil material or regolith.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23.1	8.3	—	—	—
Stone	6.6	26.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.8	18.2	—	—	—
Mineral wash	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	52.1	—	—	—
Humic material	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17.4	—	—	—
Moss	69.4	41.3	65.3	59.2	24.0	14.9	—	—	—	—	—	9.9	—	42.1	11.6	—
Heather seedlings	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5.8	—	—	—	—
Algae	—	—	—	—	—	—	8.3	—	5.0	—	3.3	38.0	4.1	4.1	37.2	—
Lichen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.8	—
Grass	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.8	—	—	—	—
Burnt heath stems	—	2.5	0.8	—	—	—	—	—	0.8	—	0.8	12.4	—	0.8	12.4	—
Fossil wood remains	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.5	—	—
Digested organic matter.	—	—	—	1.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

completely devoid of vegetation almost three years after the fire is clear evidence of the vulnerability of residual peat and underlying material to continued erosion. With the exception of one site there is no significant regeneration of *Calluna*. On this evidence the prospects of overall restoration to *Callunetum* by natural succession would appear to be very long term, if it will be possible at all. It is by no means clear that the establishment of mosses in favoured ash sites (Plate 7) has initiated any trend towards recovery, and the emphasis is still on the comminution and erosion of material which further inhibits ecose.

On the basis of an average measured bulk density of 0.2 g/cm³ it has been estimated that some 19.2×10^6 kg. dry weight equivalent of peat was included within the burnt area. Preliminary estimates suggest that more than 75 % of this material either

has been ignited completely or physically removed from the area. Unless erosion is arrested the figure represents the magnitude of the eventual total loss of the accumulated organic material which may occur as a result of a single accidental fire event. The estimate does not include any loss which may occur from underlying humic/mineralogical soil horizons or layers.

3.4. CHEMICAL PROPERTIES OF RESIDUAL MATERIALS

The fire was responsible for an 86.5 % loss of weight due to ignition in the formation of the ashed material from peat. Most of this loss can be attributed to combustion of organic material. Elements not volatilized, therefore, might be expected to show at



PLATE 7

Moss cover on residual ash but absent from charred peat, May 1979

least a 7.5 factor increase in gravimetric expression above results from control plots, but additions from ashed vegetation complicate any assessments which might be inferred from this relationship.

Table III compares selected chemical characteristics of the main surface morphologies resulting from the fire. A number of important observations emerge from these data :

a) Relative enhancement of ash in mineral nutrients. Overall this was responsible for a large increase in pH which frequently exceeded 6.5 (c.f. fig. 7). Allowing for the gravimetric weight loss due to ignition it is somewhat surprising that although

large losses in smoke are suggested for Na, Mg and P, this is not indicated for K. Enrichment was initially particularly marked for potassium but the solubility of this element has made it especially vulnerable to leaching losses between 1976 and 1977. Significant losses of extractable sodium and magnesium also occurred, and confirms the problem of nutrient depletion from ashed deposits.

b) Enhancement of virtually intact peat in nutrients. Comparison with the control shows significant increases in extractable Na, Mg, K and P.

c) Reduction in 'availability' of nutrients in charred peat. Values of extractable P, Na and Mg are

TABLE III
Chemical analysis of different surface conditions at Rosedale fire site

Surface Condition	'Total' extraction (% d. wt.)								'Available' nutrients (mg/kg)			
	Na	K	Mg	Ca	Fe	Al	C	N	Na	Mg	K	P
Ash 1976	0.10	0.65	0.19	0.14	no data		0.29	0.0	156	349	945	60
Ash 1977	0.06	0.57	0.14	0.06	3.93	0.39	0.31	0.0	72	119	240	73
Charred peat	0.03	0.10	0.05	0.06	0.75	0.30	no data		70	64	73	25
Exposed min. soil	0.01	0.15	0.05	0.01	no data		no data		30	3	8	12
Exposed regolith/wash	0.01	0.03	0.02	0.01	0.28	0.05	no data		23	2	5	5
Redep. Wash	0.01	0.05	0.02	0.82	0.82	0.88	no data		30	13	20	54
Rel. intact Peat	0.02	0.12	0.06	0.10	0.58	0.67	52.18	1.85	178	241	203	75
Control (unburnt peat) 0-14 cm	0.02	0.03	0.03	0.07	0.61	0.19	52.51	1.60	109	142	56	44
(0-14 cm)	(surface only)											

lower in the charred peat compared with the control whilst a small but insignificant increase is observed for K. The effect is almost certainly explained by the physical changes brought about by desiccation and oxidation reducing extraction efficiency (and by the same token accessibility to plant roots) because slightly higher values are obtained in the charred peat when the stronger reagents are used in the 'total' extraction method. The combination of physical alteration and nutrient availability is clearly significant in explaining the lack of colonisation and recovery of these areas.

d) Relatively low nutrient status of exposed mineralogic surfaces. The very low values of extractable nutrients in particular must have an important bearing on the slow or negligible recolonisation of such exposed material. The evidence suggests that nutrient status is increased in zones of wash and redeposition (especially in P) but here physical instability militates against establishment of cover.

e) All nitrogen was lost due to ignition to ash. On — going work is monitoring the rate at which N is again fixed.

If total peat and ash cover is eventually removed as a result of burning and subsequent erosion then the estimated losses of individual elements from the original peat cover (not including vegetation standing crop or underlying mineral material) will be :

Metric t.			
'Total'		'Exchangeable'	
Na	3.84	Na	2.11
K	5.76	K	1.15
Mg	5.76	Mg	2.69
Ca	13.44	Ca	4.80
N	307.20	P	0.77

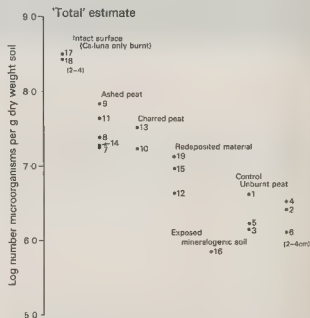


FIG. 5. — Estimates of 'total' plate counts of microorganisms at 0-2 cm (and 2-4 cm) in different surface morphologies resulting from severe fire, Rosedale, October, 1977.

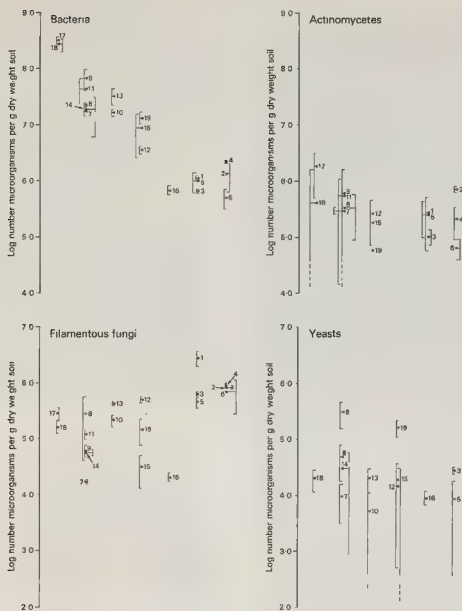


FIG. 6. — Estimates of individual microbial groups at 0.2 cm (and 2.4 cm) in different surface morphologies resulting from severe fire, Rosedale. See fig. 5 for key, October 1977. Vertical lines indicate 95% confidence limits.

3.5. INFLUENCE ON NUMBER OF MICROORGANISMS.

Probably the most intriguing effects of the 1976 fire are illustrated by the microbiological response demonstrated in terms of numerical changes estima-

ted by the dilution plate count technique. Precise methodological details and full discussion of problems associated with the technique and interpretation of results are covered in MALTBY (1975, 1977).

Analysis of different morphological surfaces (0.2

cm depth) in October 1977 reveals a marked gradient in 'total' (aerobic) numbers which declines in the sequence (i) virtually intact surface (ii) completely ashed peat (iii) charred peat (iv) redeposited granular peat (v) control (peat not burnt within previous 10 years) (vi) exposed mineralogenic material (figure 5). The pattern results from a significant gradient in bacterial numbers (figure 6). No other group enumerated reveals consistently significant differences between distinctive surfaces. The increase by two orders of magnitude above the control in bacterial numbers in the virtually intact peat surface is not explained by a significant increase in pH or by any decline in moisture content which might suggest improved aeration (figure 7). Despite the large increase in pH (figure 7) and available nutrients (see 3.4) in the ashed material, the bacterial response is much reduced and not significantly greater than that in charred or redeposited material. Implicit in the growth of a large microflora is the availability of organic substrates for oxidative respiration. The prominent flush in bacterial numbers in the virtually intact peat might be attributed to the sudden availability of substrates in the form of severed roots or to the stimulatory effect of nutrient addition from the former vegetation (3.4) promoting utilisation of more complex peat compounds. It is, therefore, the condition which most closely approximates the prescribed (controlled) burning régime which has led to the greatest stimulus in microbial (bacteria) numbers. Similar microbiological responses to fire have been observed elsewhere (AHLGREN, 1974) and linked to enhanced rates of respiration (AHLGREN and AHLGREN, 1965). The stimulus to numbers was still very evident in May 1979 with 23.4×10^6 bacteria per g. dry weight in the virtually intact peat compared with 2.0×10^6 /g dry wt. in the unburnt control. The same factors responsible for this effect also probably explain the marked enchytraeid activity detailed in the intact peat profile (figure 8). In the context of moorland management however, the possibilities of enhanced humification under approximately 'normal' management strategy brings into sharp focus the long term future of peat cover, and the ecological rationale for continuing the burning régime in its present form.

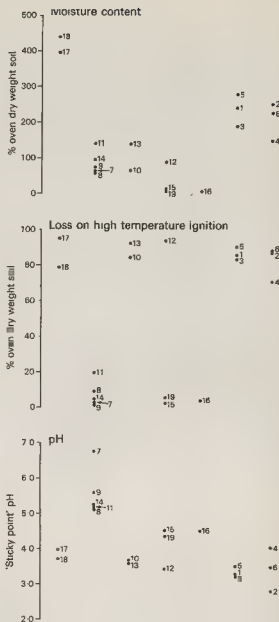


FIG. 7. - Additional analytical details for surface morphologies sampled for microbial enumeration. See fig. 5 for key. October 1977.

4. — ECOLOGICAL STATUS OF PEAT COVER

A possible mechanism has been described which could explain the arrest of peat accumulation in his-

torical times which has been inferred for certain areas of blanket bog from pollen analysis (ATHERDEN, 1972). The sharp decline in C/N ratios in unburnt (surface) peat below L, F and H horizons in figure 3 is a feature of profiles adjacent to the Rosedale site which is also corroborated by a similar pattern in areas of residual, virtually intact peat within the burnt area (figure 8). The decline is gene-

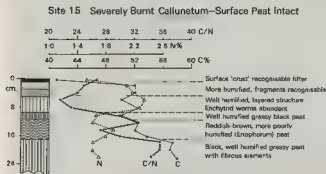


FIG. 8. — Distribution of C, N and C/N ratios with depth in severely burnt *Callunetum* — peat intact.

rally reversed at depth, notwithstanding a number of distinctive fluctuations. The C/N profiles provide strong evidence that the moorland surface peat is in a steadily humifying mode. The significance of possibly drier climatic conditions operating now compared with Atlantic times when much of the deep blanket peat began to accumulate should not be ignored, but its relative importance in enhancing contemporary oxidation is at present impossible to evaluate. Notwithstanding the influence of environmental factors, severe burning of *Calluna* has elicited a clear microbial response which does at least suggest that rotational burning may well enhance the progressive oxidative process without necessarily damaging the sub-vegetation surface. Much more empirical work is required to further investigate this phenomenon and the magnitude of its effect on peat respiration. This will be an extremely important element of future studies.

4.1. APPROACHES TO THE PROBLEMS OF MOORLAND MANAGEMENT.

Management dilemma.

Areas of exposed lithology and regolith (plate 8) represent an extreme condition which could become considerably more extensive in the region as a result of a) expansion of existing areas b) ignition of peat by exceptional fires and c) progressive humification and reduction of peat cover by continued swaling and/or environmental change. Without controlled burning the *Callunetum* would decline, probably being replaced by birch scrub (GIMMINGHAM, 1972), productivity may fall and the economic value of the moorland for sheep grazing and grouse reduced very considerably. Increasing recreational pressure and flammability of the increased and more woody biomass would certainly not safeguard blanket peat from catastrophic events such as that described at Rosedale.

The characteristic landscape appearance of extensive sweeps of heather is almost certain to change, whether the *status quo* is maintained or whether positive changes in management strategy are adopted. Any progressive degradation of the moorland ecosystem to a predominantly physical system characterised by rapid run-off and erosion, low nutrient status and water retention, negligible primary productivity and minimal aesthetic value must be considered undesirable from all standpoints: ecological, hydrological, economic and recreational. If *Calluna* is unable to significantly recolonise severely burnt and or eroded areas, the inescapable conclusion must be reached that in some areas *Callunetum* is being maintained not only by regular burning but also by virtue of its association with surface organic horizons or blanket peat. If a burning régime is responsible also for the gradual decline of this organic matter, nutrient and rooting zone reserve, then the development and maintenance of this exceptional ecosystem is perhaps better understood in



PLATE 8

Exposed lithology with very thin residual peat cover, Wneeldale Moor.

terms of the progressive utilisation of accumulated capital rather than as a steady state condition. In this event the *Calluna* monoculture must be envisaged as a man — induced seral condition with a definite time-span. The longevity of the system would depend on a large number of factors. In summary these rationalise to those which control the rate of organic matter accumulation and those which determine decomposition rates and additional oxidative losses attributable directly to burning. The time required to deplete a supportive organic layer will depend to a variable extent on initial peat depth. (e.g. It is conceivable that deep blanket peat might be vulnerable to more rapid run-down as a result of severe fire than an area of thin peat cover because of the greater intensity of burning that may occur).

The fundamental dilemma for moorland managers thus resolves to a decision whether alternative techniques, if feasible, should be employed in the production of heather to stem potential degradation of

the ecosystem or whether alternative land use strategies should be developed to obviate the problem and raise income in other ways. There would be great opposition, no doubt, from amenity and recreational interests and the National Park Authority if the latter option were generally favoured. The tradition, prestige and potential revenue from grouse shooting are, moreover, still strong determinants of a laissez-faire policy over much of the moorland. The more pragmatic view and that which would seem the expedient most likely to operate in an essentially conservative management régime would be to tackle severely damaged areas individually and as they occurred.

4.2. STRATEGIES FOR SEVERELY BURNT AND ERODED AREAS.

At least three broad management strategies sug-

gest themselves as options for severely damaged areas:

- 1) The restoration — conservation option.
- 2) The improved grazing option.
- 3) The afforestation option.

The significance of the last two alternatives lies in the fact that they represent serious economic competitors for moorland. Significant changes to both land uses have occurred in recent years not only on the North York Moors but also in many other areas in Britain of upland *Callunetum* (e.g. HMSO, 1977; North York Moors National Park, 1978)

The first alternative entails the experimental re-establishment of *Calluna vulgaris* using various combinations of surface amendments, treatments, seeding and vegetative additions. This work is in progress at various sites and will be reported later. The second alternative would aim to establish a grass sward, which together with increased grazing activity could not only arrest erosion but also effect significant soil improvement (CROMPTON, 1953; MALTBY, 1975). Erosion might be arrested also by afforestation. Introduction of extensive coniferous plantation blocks to the uplands has met with strong objections on amenity grounds and evidence suggests their introduction may further enhance acidification and soil nutrient losses (MILES, 1978). Notwithstanding the possibility of continued decline in soil chemical fertility, small irregular patches of conifers might be more acceptable, aesthetically, than regular blocks, and preferable, ecologically, to exposed regolith or bedrock. Chemical deficiencies can be amended artificially and the potential value of accumulation of even very acid mor humus from needles should not be under-estimated. DIMBLEBY (1958) suggested the possible beneficial effects in moorland soils brought about by birch, and the recent work by MILES (1978) corroborates these findings, noting significant changes in some properties (e.g. pH, earthworm numbers) within 38 years of establishment of *Betula*.

Deliberate introduction of hardwoods to upland moorland has been resisted on economic grounds whilst 'natural' succession to birch and possibly other

deciduous species is prevented by both grazing and burning. Trials are being established to investigate the effects and relative performance of selected deciduous and coniferous species on soil development in severely burnt and eroded areas (MALTBY, 1979). In illustration of the potential influence of small scale afforestation, however, it is useful to refer to preliminary observations from an experiment in hardwood establishment initiated in 1950 at Broxa Forest (Figures 9 & 10). A full account of the trials and experimental details are given in DIMBLEBY (1958). In essence, a wide range of tree species were established from seed on ploughed iron pan podzols with various surface amendments and fertilizer applications. Pure stands were established of birch (*Betula pendula*), oak (*Quercus robur*), sweet chestnut (*Castanea sativa*) and Scots pine (*Pinus sylvestris*). An adjacent area of undisturbed *Callunetum* provides control for assessment of any changes brought about by trees on the cultivated moorland. Preliminary analytical data have given some indication of an arrest of the podzolisation process previously dominant and still extant under *Calluna* (Figure 9). The strongly leached character of the eluvial horizon of the podzol contrasts with the relatively even distribution of iron and aluminium fractions in the new Ap

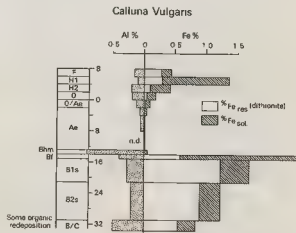


FIG. 9. — Distribution of iron and aluminium in soil profile under undisturbed (control) *Calluna vulgaris*, Broxa Forest, North York Moors

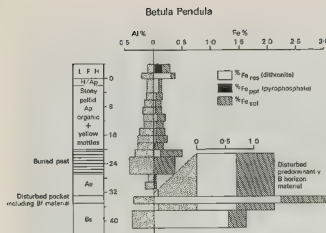


FIG. 10. — Distribution of iron and aluminium in cultivated soil profile planted with *Betula pendula* (1951), Broxa Forest, North York Moors

horizon under *Betula* (Figure 10). The relatively high proportion of dithionite extractable iron compared to the more mobile pyrophosphate extractable iron in the upper part of the *Betula* profile (H-H/Ap horizons) suggests stabilisation of iron in its crystalline form. BASCOMB (1968) has characterised brown earths partly in terms of such uncombined inorganic iron (Fe_{res}) comprising a large proportion of extractable Fe. Enumeration of microbial populations in the fermentation — humus layers accumulated since cultivation of the moorland soil reveals to date no significant differences among trials in filamentous fungi and gives very low estimates of yeasts (Figure 11). Counts of actinomycetes and bacteria, however, demonstrate some extremely clear departures of the woodland trials from the *Calluna* control. Differences are most marked in bacteria where all tree trials register significant increases in the estimate at a 90% level. The values for the hardwood trials are all higher than the Scots pine but in the case of both *Betula* and *Castanea* they just fail to be statistically significant.

Increases in the numbers of bacteria are not directly related to pH. The estimated population under *Quercus* is 20 times that of the *Calluna* control despite a marginal difference in acidity level. Much of the difference, therefore, must be explained in

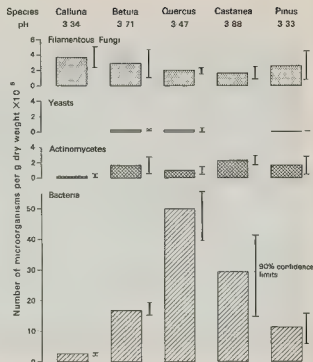


FIG. 11. — Diffusion plate counts of microorganisms in F-H horizons under different pure stands and *Calluna* control, Broxa Forest, North York Moors. 7 May 1979

terms of the litter quality and substrate characteristics.

The observed microbial response provides an important link with the observed values of iron in the soil profile. If microbial activity is relatively high this will encourage decomposition of organic matter and reactive compounds capable of dissolving and forming complexes with Fe will not persist. Remineralisation and mobilisation is reduced and higher proportions of Fe_{res} are found in the profile (cf. Figure 10). Conversely, in the absence of significant microbial activity there is no counter to strong mineralisation and formation of active Fe compounds (Fe_{sol}). This is the situation which exists under *Callunetum*. Although the research is at a preliminary stage there is, nevertheless, some evidence that the introduction of hardwood species on moorland may be capable of reversing pedogenetic trends from podzolisation towards brown podzolic and eventually

possibly brown earth soil formation. These profile forms would be much more resilient to severe fire damage and erosion than the peat – mineral profile system. Inherent characteristics such as diffuse organisation of organic matter in the mineral matrix would reduce potential sub-surface flammability and constrain vegetation fires to a surface effect only (but still susceptible to physical erosion).

If the *Callunetum* – peaty horizon / blanket peat system does not prove stable in a contemporary environment including regular prescribed burning and irregular unpredictable severe fires an alternative management strategy emerges. It should prove possible to effect the soil changes outlined above in severely eroded areas by chemical and physical amelioration and vegetation management. The timescale may be of the order of 50-100 years to attain significant pedogenic transformation. There is no reason, however, why *Calluna* could not be reintroduced after the period of improvement. This would be most difficult in the case of the woodland option where trees / scrub would have to be cleared with care to avoid widespread erosion and larger in-

dividuals possibly grubbed out. Relaxation of grazing and a return to regular burning may be sufficient to bring about the change under the grazing alternative. An additional advantage of this manipulation might be to significantly raise the productivity of *Calluna* with benefit to the sheep and grouse populations. Furthermore, the practice of mowburn could continue on a more stable surface. The obvious extension of this logic would be to bring into some similar long term rotation, areas which have yet to reach the extreme condition demonstrated in Plate 8 but in which surface peat is in a progressive oxidising or desiccating mode. One attraction of this would be to preempt the ultimate loss of the organic matter and nutrient store of the remaining peat. The rate of soil improvement might be accelerated considerably, perhaps speeding up a later return to *Callunetum*. Deep blanket peat, ecologically important in its own right, may have to be managed very differently. Physical alteration would be undesirable scientifically and pedogenic alteration improbable. In such sensitive areas a more protective policy may have to be developed such as more cautious and

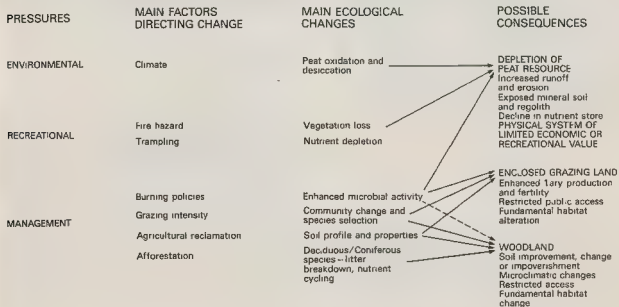


FIG 12. — Summary outline of pressures on *Calluna* ecosystem and possible ecological and Landscape consequences.

possibly less frequent swaling (or replacement by cutting), reduced public access (e.g. rescheduling of popular footpaths) and careful monitoring of peat hydrology.

The proposals above are radical and contain no reference to economic considerations. It is clear that in many, if not most instances the suggested strategies may not be cost-effective. However, management of these sensitive upland areas must go beyond agricultural or land economics. National Park status admits qualities of landscape which defy clear financial definitions. Land planning and management policies for the moorland ecosystem must be based on ecologically accepted premises. It is essential, therefore, that a sound scientific understanding is gained of processes and directional changes within the ecosystem. Any manipulation to avoid degradation of *Callunetum* to a predominantly physical system can be supported ecologically if one remembers that a) the modern expression of communities is an outcome of deliberate management and b) the moorland ecosystem in general has developed at least in part from human modifications of an earlier woodland ecosystem. It is perhaps ironic that any modifications to the moorland environment would have to be achieved with great sensitivity to a landscape which is largely the outcome of over-exploitation and degradation by previous generations. Figure 12 outlines some of the current pressures on the ecosystem and their possible ecological consequences.

5. — CONCLUSION

An exceptional and clearly catastrophic fire event emphasised the vulnerability to extreme degradation of the *Calluna* dominated ecosystem on the North York Moors. Preliminary investigations suggest that this might be just one aspect of a more general

decline in the ecosystem due partly to a sustained prescribed burning régime. Examination of the hazard, possible medium term effects and alternative management strategies have been deliberately contentious in the hope that controversy may generate serious reappraisal of the potential problems of contemporary moorland management. It is important to investigate more fully the status of the peat cover and organic horizons on the North York Moors. The inferred oxidative changes may well be unique to this relatively dry area of upland peat. It may be, however, that changes in moorland conditions are a clearer expression of a more general effect. Thus the methods and concepts developed may have relevance to upland management régimes elsewhere in Britain and Europe. There is a need for more comprehensive, cooperative and integrated study of nutrient and organic matter budgets over a wide range of moorland environments and management practices. More empirical investigations are required in the restoration and alternative management of badly degraded and highly sensitive areas. A clear challenge thus emerges for scientists, landowners and planning authorities to combine in maintaining the ecological integrity of vulnerable upland ecosystems.

ACKNOWLEDGMENTS

Thanks are due to Milburn Estate, Lord Downe and the Forestry Commission for access to study sites and permission to carry out long term investigations. The logistical assistance afforded by Mr. D DALGLEISH, Mr. S. NESFIELD, Mr. I. BRETT, Mr. K. GABRIEL and Dr. ROY BROWN is gratefully acknowledged. Financial assistance towards the cost of fieldwork was provided by the North York Moors National Park (Moorland Research Programme) and the Geography Department, Exeter University. Mr. R. A. AMES carried out much of the routine laboratory analysis. Additional cartographic and photographic support was provided by Mr. R. FRY, Mrs. P. TAYLOR, Mr. C. MANN and Mr. A. TEED.

REFERENCES

- AHLGREN (I.F.), 1974. — The Effect of Fire on Soil Organisms. In *Fire and Ecosystems*. T.D. Kozlowski and C.E. Ahlgren (eds), Academic Press, 47-72.
- ALLEN (S.E.), 1964. — Chemical Aspects of heather burning. *J. Appl. Ecol.*, **1**, 347-367.
- ATHERDEN (M.A.), 1976 a. — The impact of late prehistoric cultures on the vegetation of the North York Moors. *Institute of British Geographers, Transactions, New Series*, **1**, 284-300.
- ATHERDEN (M.A.), 1976 b. — Lake Quaternary Vegetation History of the North York Moors. III. Fen Bogs. *J. Biogeog.*, **3**, 115-124.
- BASCOMB (C.L.), 1968. — Distribution of Pyrophosphate — extractable Iron and Organic Carbon in Soils of Various Groups. *J. Soil Sci.*, 65-72.
- BENDELOW (V.C.) and CARROLL (D.M.), 1976. — Soils in North Yorkshire. III. Soil Survey Record No. 35. Harpenden.
- CASE (N.J.), DIMBLEBY (G.W.), MITCHELL (G.F.), MORRISON (M.E.S.) and PROUDFOOT (V.B.), 1969. — Land use in Goodland Townland, Co. Antrim from Neolithic times until today. *J. Roy. Soc. Ant. Ire.*, **99**, 39-53.
- CRABTREE (K.) and MALBY (E.), 1975. — Soil and land use change on Exmoor: Significance of a buried profile on Exmoor. *Proceedings of the Somersetshire Archaeological and Natural History Society*, **119**, 38-43.
- CUNDILL (P.R.), 1971. — *Ecological History and the Development of Peat in the Central Watershed of the North Yorkshire Moors*. Ph.D. Thesis, University of Durham.
- CURTIS (L.F.), 1975. — Landscape periodicity and soil development. In: R. Peel, M. Chisholm and P. Haggett (eds). *Processes in Physical and Human Geography*. Heinemann, 247-65.
- DIMBLEBY (G.W.), 1958. — *Experiments with hardwoods on heathland*. Imperial Forestry Institute Paper No. 33. Oxford.
- DIMBLEBY (G.W.), 1962. — The development of British heathlands and their soils. Oxf. For Mem. No. 23.
- ELGEE (F.), 1910. — Vegetation of 'Swiddens' in North-East Yorkshire: *Naturalist*, **17-20**, 77-80.
- ELGEE (F.), 1912. — *The Moorlands of North-Eastern Yorkshire, their Natural History and Origin*. London. Brown and Sons.
- ELGEE (F.), 1914. — The vegetation of the Eastern Moorlands of Yorkshire. *J. Ecology*, **2**, 1-18.
- ERDTMAN (G.), 1927. — The peat deposits of the Cleveland Hills. *Naturalist*, 39-46.
- GIMMINGHAM (C.H.), 1970. — British Heathland Ecosystems: The Outcome of Many Years of Management by Fire. *Proc. 10th Ann. Tall Timbers Fire Ecology Conference*, 293-321.
- GIMMINGHAM (C.H.), 1972. — *Ecology of Heathlands*. London. Chapman and Hall.
- HMSO, 1977. — *Land use on Exmoor. Inquiry by Lord Porchester*.
- JONES (R.L.), 1971. — *A Contribution to the late Quaternary Ecological History of Cleveland, North-East Yorkshire*. Ph.D. Thesis. University of Durham.
- MALBY (E.), 1970. — *An investigation into the nature of the peat cover of part of the North York Moors*. Unpub. MSS. University of Sheffield.
- MALBY (E.), 1975. — Numbers of soil microorganisms as Ecological Indicators of Changes Resulting from Moorland Reclamation on Exmoor U.K. *J. Biogeog.*, **2**, 117-136.
- MALBY (E.), 1977. — *Ecological indicators of changes in soil conditions resulting from moorland reclamation on Exmoor*. Ph.D. Thesis. University of Bristol.
- MALBY (E.), 1979. — *Experimental surface treatments and amendments to severely burnt and eroded land on the North York Moors*. Geography Dept. Exeter University.
- MALBY (E.), 1980. — The environmental Fire Hazard in 1976, in: *Atlas of the Drought in Britain*. J.C. Doomkamp and K.J. Gregory (eds). Institute of British Geographers.
- MCVEAN (D.N.) and LOCKIE (J.S.), 1969. — *Ecology and land use in Upland Scotland*. Edinburgh.
- MILES (J.), 1978. — The influence of trees on soil properties. *Institute of Terrestrial Ecology. Annual Report*, 1977, 7-11, I.T.E. Cambridge.
- MOORE (P.D.), 1973. — The influence of prehistoric cultures upon the initiation and spread of blanket bog in upland Wales. *Nature, Lond.*, **241**, 350-3.

- MOORE (P.D.), 1975. — Origin of blanket mires. *Nature, Lond.*, **256**, 267-9.
- MORRIS (R.M.) and RATCLIFFE (R.A.S.), 1976. — Europe's drought. Under the Weather. *Nature, Lond.*, **264**, 4-8.
- North York Moors National Park, 1978. — *National Park Plan*, Helmsley.
- North York Moors National Park, 1979. — *Moorland Research Programme*. Helmsley.
- SIMMONS (I.G.), 1969. — Pollen diagrams from the North York Moors. *New Phytol.*, **68**, 807-827.
- SIMMONS (I.G.) and CUNDILL (P.R.), 1974 a. — Pollen analysis and vegetational history of the North York Moors: I. Pollen analysis of blanket peat. *J. Biogeog.*, **1**, 159-169.
- SIMMONS (I.G.) and CUNDILL (P.R.), 1974 b. — Lake Quaternary vegetative history of the North York Moors: II. Pollen analysis of land-slip bogs. *J. Biogeog.*, **1**, 253-261.
- SPRATT (D.A.) and SIMMONS (I.G.), 1976. — Prehistoric activity and environment in the North York Moors. *J. Archaeological Sci.*, **3**, 193-210.
- TANSLEY (A.G.), 1968. — *Britain's Green Mantle*. London. George Allen and Unwin Ltd., 2nd. edition.

SOME EFFECTS OF FIRE AND GRAZING ON HEATH VEGETATION

by R. J. HOBBS & C. H. GIMINGHAM

Department of Botany, University of Aberdeen, St. Machar Drive, Aberdeen, AB9 2UD, Scotland, U.K.

INTRODUCTION

In Great Britain heath or moor dominated by *Calluna vulgaris** occurs mainly in the moderate rainfall areas and on freely-drained soils; e.g. in southern and north-east England and other upland areas in England, and also in the east and central uplands of Scotland. Here prescribed burning for increased herbivore production has been in operation for about 200 years, and possibly longer in some places, although not always with sustained regularity (GIMINGHAM, 1972). Burning is also employed as a means of vegetation management on wet moorland vegetation such as *Calluna vulgaris* with *Molinia caerulea* or *Molinia* alone in the high rainfall areas of west Scotland, and *Calluna* with *Eriophorum vaginatum* on hill peat in northern England.

It is the effects of this intentional burning for management that will be considered here, rather than the effects of catastrophic fire described by MALTBY (this symposium). The effects of burning on dry heaths will be considered first, and then results from experiments on the effects of burning and grazing on wet moorland vegetation will be reviewed. Finally, the use of fire in management for nature conservation will be discussed.

STUDIES ON *CALLUNA*-DOMINATED DRY HEATHS

For heathland ecologists it is a matter of great importance to assess the ecological implications of management for herbivore production. The effects of management have thus been studied by a number of British workers for several decades.

The practice of heather burning is well established, especially in north-east Scotland, and in spring and autumn fires are common on the hillsides. These fires are normally well controlled and part of a rotation designed to produce the correct balance between young and old *Calluna*. It has been found that in a normal well controlled fire, temperatures do not greatly exceed 500 °C in the canopy, and generally remain considerably below 400 °C at ground level, although temperatures measured have varied widely about these figures (WHITTAKER, 1961; KENWORTHY, 1963; KAYLL, 1966). The effects of this treatment on floristic composition and on the habitat will be briefly reviewed.

1. EFFECTS ON SPECIES COMPOSITION.

Some species, potentially contributors to heathland communities, are clearly fire-sensitive and have been progressively eliminated from managed heath-

* Nomenclature throughout follows CLAPHAM, TUTIN & WARBURG (1962) for vascular plants, WATSON (1968) for bryophytes and DUNCAN (1970) for lichens.

land. An example of this is *Juniperus communis*, which is widespread in Scandinavian and Dutch-German heaths, but largely absent from the British equivalents.

Species prevalent in British heaths are mainly those with underground perennating organs or with the capacity to sprout from stem bases or from growing points that have escaped injury by the fire. These may be located in the soil surface, buried in accumulated litter, or surrounded by dead leaf sheaths in tussocks.

However, there are various species which appear to possess strategies fitting them for survival in communities managed by fire, but which nonetheless are scarce or absent. Among these are, for example, the *Vaccinium* species (*V. myrtillus* and *V. vitis-idaea*) which are characteristic species of a northern heath type represented in Britain and Scandinavia as well as at higher altitudes further south.

Here it would appear that the chief reason for absence is that management is designed to produce uniform, even-aged stands of *Calluna* in its most competitive phase, and many species are restricted by this competition (GIMMINGHAM, 1964). Hence species-poor heath communities dominated by *Calluna* are produced, with perhaps an understorey of *Erica cinerea*, but little else other than bryophytes and lichens. This is recognised as *Callunetum vulgaris* in Scotland (McVEAN & RATCLIFFE, 1962) and as *Pohlio-Callunetum* in north and central England (SHIMWELL, 1975): both of these are believed to be communities derived by management from other more species-rich types.

2. EFFECTS ON HABITAT.

Considerable research has been devoted to the possibility of nutrient loss as a result of burning management (e.g. ALLEN, 1964; ALLEN, EVANS & GRIMSHAW, 1969; EVANS & ALLEN, 1971). Evidence suggests that levels of nutrient loss in smoke or by leaching of ash may not exceed inputs from rainfall in the years between fires (ROBERTSON & DAVIES,

1965; CHAPMAN, 1967). The levels of loss are, however, dependent on temperature, and losses increase greatly if temperatures over 600 °C are reached. Further research into the possible losses of nutrients from heath fires might be profitable since, although net losses may be small, when sustained for many years they may represent a large drain on the nutrient resources of the heath. They may also be instrumental in maintaining the heathland system at a relatively low level of production. In particular, Phosphorus and available Nitrogen are liable to be lost from the system: it is in these elements that heathland soils are deficient, as seen, for example, when the soils are used for tree planting and cultivation.

These effects are evident when fires are adequately controlled. The consequences of bad management must also be considered. If burning is carried out under unsuitable weather conditions (e.g. when the vegetation is too dry, or when the stand is too old and has too great an amount of woody fuel) excessive temperatures may be reached. *Calluna* may then fail to regenerate vegetatively, and because re-establishment of a canopy from seedlings is much slower, the post-fire succession takes a very different course. First, the surface may remain bare for a longer period, and this may permit extensive surface erosion with consequent serious loss of nutrients. Secondly, unwanted species such as *Pteridium aquilinum* may spread into the area and cause irreversible vegetational change. Also, if weather conditions change during burning, it is possible that the fire will go out of control and destroy large areas of heath and even adjoining forest.

Hence it is important both from an ecological and an economic point of view to adhere to the rules of good burning management. Recently an attempt has been made to set these down for land managers in a Government publication, "A Guide to Good Muirburn Practice" (Muirburn Working Party, 1977). This booklet sought to promote good management and advised on the constraints that must be imposed on that management because of its ecological effects.

STUDIES ON WET MOORLAND

The "Guide to Good Muirburn Practice" identified certain areas where more knowledge was needed. One of these was the need for more information on the relationship between burning and productivity, especially in wet areas. While the effects of burning on dry heaths are relatively well known, similar information is lacking for the wetter areas of the country.

Work is at present in progress on the effects of management on *Molinia* moors in the west of Scotland. There, burning is carried out to remove the *Molinia* litter and provide young *Molinia* shoots for grazing animals. In this case, burning tends to reduce the amount of *Calluna* present and shift the stand to almost complete *Molinia* dominance. It has been suggested (McVEAN & LOCKIE, 1969) that any use of fire in the more oceanic conditions of the west Highlands is inappropriate. It is also not certain if sheep production benefits significantly from burning management in these areas (GRANT, HUNTER & CROSS, 1963), and a survey is in progress to investigate this question.

A large amount of work has also been done on the blanket bog systems at Moor House National Nature Reserve in the northern Pennines in England, especially during the International Biological Programme when it was a station for the Tundra Biome studies (HEAL & PERKINS, 1978). The reserve was set up in 1954 and, soon after, a series of long-term experiments was begun to examine the effects of various management regimes on the vegetation. This vegetation is predominantly blanket bog dominated by *Calluna vulgaris* and *Eriophorum vaginatum* (EDDY, WELCH & RAWES, 1969), and the main forms of utilisation are for sheep grazing and grouse moor.

1. EFFECTS OF SHEEP GRAZING.

Grazing by sheep is fairly light on the blanket bog (a mean of 0.12 sheep ha⁻¹ over the six month summer period, RAWES & WELCH, 1969), and an experiment was set up to assess the effects of increasing this level. A light grazing treatment (stocked at a rate equivalent to 0.37 sheep ha⁻¹) and a heavy grazing treatment (equivalent to 3.4 sheep ha⁻¹) were included. The results after 8 years (Table 1)

TABLE 1

The effect of different grazing pressures after 8 years: mean values per 10 pin frame, with SEs for vascular plants. (From: RAWES & HOBBS, 1979).

	HEAVY GRAZING	LIGHT GRAZING	CONTROL
<i>Calluna vulgaris</i>	0.1 ± 0.1	6.2 ± 0.4	6.1 ± 0.4
<i>Eriophorum vaginatum</i>	6.6 ± 0.3	6.3 ± 0.4	6.5 ± 0.3
No. of vascular plant spp.	9	6	5
Total mosses	1.5	4.1	2.1
No. of moss spp.	9	11	9
Total liverworts	7.4	5.8	6.3
No. of Liverwort spp.	7	7	7
Total lichens	0.4	2.7	1.7
No. of lichen spp.	5	7	9
Bare ground	2.3	0	0
Heavy grazing: equivalent to 3.4 sheep ha ⁻¹			
Light grazing: equivalent to 0.37 sheep ha ⁻¹			
Control: ungrazed			

showed that the light grazing treatment produced no significant changes in stand structure or composition when compared to an ungrazed control. The heavy grazing treatment, on the other hand, produced a pronounced shift from woody species to almost complete dominance by *Eriophorum vaginatum*. This stand type is characteristic of blanket bog that has been burned recently, and is recognised as a distinct vegetation type, classified as *Eriophoretum* (EDDY, WELCH & RAWES, 1969). After a fire, *Eriophorum* regenerates very rapidly and is dominant for several

years until *Calluna* grows through to become co-dominant. Under heavy grazing, however, the grazing pressure almost completely removed the *Calluna* cover.

Thus it can be seen that stand structure can be manipulated relatively easily by applying different grazing pressures. This is important in management of blanket bog since *Eriophorum* provides better summer feed for sheep than does *Calluna* (RAWES & WILLIAMS, 1973), whereas grouse eat mainly *Calluna* shoots. From a conservation point of view, grazing pressure is also important, since heavy grazing is liable to change completely the character of the stand, increasing vascular plant species richness, but decreasing lichen abundance and increasing the presence of bare ground. Nevertheless, the figures indicate that the sheep stocking rate could be increased by a factor of three (i.e. to the level of the light grazing treatment) without any adverse effects. This does not, of course, consider the effects on the other parts of the system such as the calcareous flushes and limestone areas which sheep graze preferentially.

2. THE EFFECTS OF BURNING.

Burning is carried out for both sheep and grouse, to increase the proportion of *Eriophorum* in the stand on one hand, and to provide a supply of young *Calluna* shoots on the other. Burning does not, however, produce the same cycle of even-aged stands that is produced in the drier heaths, due to the dynamic relationship between *Calluna* and *Sphagnum* spp. *Sphagnum* growth can amount to several centimetres per annum (CLYMO, 1970) and this grows over the decumbent *Calluna* stems, leaving the young shoots as the above-ground portion. Adventitious roots form at the base of these, and the older parts of the stem become increasingly filled with heartwood and eventually become non-functional (Fig. 1; GRACE, unpubl.; RAWES & WELCH, 1969). The undisturbed wet blanket bog thus carries an uneven-aged "stem population" of *Calluna* which is

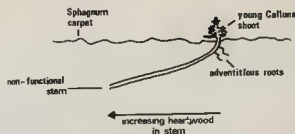


FIG. 1. — Effect of *Sphagnum* growth on age of *Calluna* above-ground shoots. *Sphagnum* grows over the decumbent stems, leaving young shoots as the above-ground "stem population".

constantly rejuvenated so that the mean age of above-ground shoots is about 12 years and the maximum age rarely exceeds 22 years (RAWES & HOBBS, 1979).

A replicated experiment combining two frequencies of burning with a grazed and ungrazed treatment was set up in 1954 (Fig. 2). All plots were burned then, and subsequently the short rotation plots were burned every 10 years and the long rotation plots every 20 years, with equivalent plots remaining unburnt. These plots have been examined periodically and studied more extensively since 1975, when the short rotation plots had been burned 3 times and the long rotation plots twice.

In the first year after burning (1976) it appeared that the short rotation plots were showing better *Calluna* vegetative regrowth and a greater amount of seedling establishment than the long rotation plots

		Burning frequency	
UNGRAZED	GRAZED		
SF	S	10 years	(SHORT ROTATION)
LF	L	20 years	(LONG ROTATION)
NF	N	burned only in 1954	

FIG. 2. — Treatments applied in the long-term burning and grazing experiment (4 replicates in a randomised block design).

(RAWES & HOBBS, 1979). The effect of grazing was small compared to the effects of the burning treatments. The differences between the short and long rotation plots were reduced in the subsequent year, however, and by the third year (1978) there were no significant differences in *Calluna* vegetative regrowth between the short and long rotation plots (Table 2). It can also be seen that the frequency of occurrence in 128 10 × 10 cm quadrats was considerably greater in the long rotation plots (Table 3).

It thus appears that frequent burning produces a temporary increase in the availability of young

TABLE 2

Effects of burning and grazing treatments on terminal shoot length (cm) of *Calluna* vegetative regrowth (mean of 50 shoots in 1976, mean of 100 shoots in 1978).

	1976	1978
Short rotation, ungrazed, (SF)	6.64	4.27
Short rotation, grazed (S)	6.56	3.55
Long rotation, ungrazed (LF)	5.88	4.17
Long rotation, grazed (L)	5.22	4.35
Unburnt, ungrazed (NF)	4.37	3.02
Unburnt, grazed (N)	3.84	3.27
1976 : Significant differences (5% level) : S, SF/L, LF/N, NF.		
1978 : All differences not significant except : N, NF/L, LF, SF.		

TABLE 3

Percentage occurrence of certain species in 128 10 × 10 cm quadrats, for Short and Long Rotation plots, 1978.

	SHORT ROTATION	LONG ROTATION
<i>Calluna vulgaris</i>	58.2	72.6
<i>Rubus chamaemorus</i>	37.5	29.9
<i>Pohlia nutans</i>	4.3	20.1
<i>Campylopus flexuosus</i>	23.2	46.9
<i>Dicranum scoparium</i>	2.5	0.2
<i>Calypogeia</i>	11.9	14.6
<i>Lophozia ventricosa</i>	11.9	22.8
<i>Cladonia chlorophaea</i>	1.0	8.6
<i>Cladonia squamosa</i>	3.5	8.4

Calluna shoots, but that this is short-lived. After the initial increase, the short rotation output is reduced to levels similar to, or possibly lower than, that of the long rotation. Ecologically, frequent burning might be more harmful to the system as a whole. Initial figures indicate that most bryophytes and lichens were more frequent in the long rotation plots (Table 3). *Rubus chamaemorus*, on the other hand, was more frequent in the short rotation plots, following the trends observed by TAYLOR & MARKS (1971).

If, as appears to be the case, the productivity of *Calluna* in the burning treatments declines further to the level of the unburnt treatments, it might be asked if such a short-lived improvement is beneficial at all. Ecologically, the vegetation is in steady-state without burning (FORREST, 1971), and if productivity is little improved, a case could be made that burning is an unnecessary management option for the wetter heaths where the problem of heather degeneracy does not occur. Certainly, frequent burning shifts the system more or less permanently to *Eriophorum* dominance, in much the same way as heavy grazing does. This process is analogous to that in the *Molinia*-dominated communities discussed earlier. It could be said that both the heavy grazing and frequent burning treatments exert too great a pressure on the system, and that the permissible constraints on management have been exceeded. Burning, if carried out at all, should be on a longer rotation, and it is possible that modification of grazing pressures alone could provide the most satisfactory and productive management.

The management effects considered here only become apparent over long periods of time, and the importance of long-term experiments is thus emphasised. The "Guide to Good Muirburn Practice" commented on the need for more studies of this nature, and, indeed, similar experiments are now being set up on dry heaths to observe the effects of different management regimes there.

FIRE AS A MANAGEMENT TOOL FOR NATURE CONSERVATION

In recent years there has been a considerable reduction in areas occupied by heathland in western European countries, including Britain; especially in the south of England (WEBB, this symposium). This has led to the need to establish heathland nature reserves. While it has been suggested that the wet blanket bog vegetation is in steady-state without burning, the dry heaths are not, and some form of management must be applied to maintain them as heathland. The normal system of burning will certainly achieve this, but only at the cost of establishing even-aged stands strongly dominated by a single species, with consequent low floristic diversity and relatively low diversity of invertebrates, larger animals and birds.

Instead, greater heterogeneity of stand structure is required. This might be achieved in two main ways:

1. Allowing much longer fire-free periods would permit the *Calluna* stand to become uneven-aged. Gaps would then develop through the death of the centres of old bushes, and this would allow a variety of other species to play a vigorous role in the community. Discontinuing burning might achieve this, but the possibility of invasion by trees and shrubs is then introduced. Very low frequency burning might help to control these (e.g. burning at 30 year intervals or longer, in small patches), but it is uncertain whether this would, in fact, prevent invasion by e.g. *Betula* spp. Hand cutting of invading tree saplings might then be needed.

2. Alternatively, at the other extreme, very frequent burning or perhaps cutting (e.g. once every 7 or 8 years) of very small patches might create the necessary heterogeneity to enable a variety of species to coexist in the same area as *Calluna*, thus preserving a species-rich community.

A possible compromise between these two systems

might be to have a mosaic of frequent small scale fires or cutting, with some areas left to become older. These systems have not yet been fully tested, and an experiment is in progress near Aberdeen to test their efficacy.

CONCLUSION

Fire is in common use as a low-input management practice for grouse moors and sheep grazing. Its use, however, must be controlled by a consideration of its ecological effects, and account must be taken of resulting alterations in habitat and species composition. It is argued here that fire may be of little value on the wet blanket bog areas, but on the drier heaths it is likely to continue as a major form of management both for herbivore production and possibly for conservation.

REFERENCES

- ALLEN (S.E.), 1964. — Chemical aspects of heather burning. *Journal of applied Ecology*, **1**, 347-367.
- ALLEN (S.E.), EVANS (C.C.) & GRIMSHAW (H.M.), 1969. — The distribution of mineral nutrients in soil after heather burning. *Oikos*, **20**, 16-25.
- CHAPMAN (S.B.), 1967. — Nutrient budgets for a dry heath ecosystem in the south of England. *Journal of Ecology*, **55**, 677-689.
- CLAPHAM (A.R.), TUTIN (I.C.) & WARBURG (E.F.), 1962. — *Flora of the British Isles* (2nd Ed.). Cambridge University Press.
- CLYMO (R.S.), 1970. — The growth of *Sphagnum*: Methods of measurement. *Journal of Ecology*, **58**, 13-49.
- DUNCAN (U.K.), 1970. — *Introduction to British Lichens*. Richmond Publishing Co., Richmond.
- EDDY (A.), WELCH (D.) & RAWES (M.), 1969. — The vegetation of Moor House National Nature Reserve in the northern Pennines, England. *Vegetatio*, **16**, 239-284.
- EVANS (C.C.) & ALLEN (S.E.), 1971. — Nutrient losses in smoke produced during heather burning. *Oikos*, **22**, 149-154.

- FORREST (G.I.), 1971. — Structure and production of North Pennine blanket bog types. *Journal of Ecology*, **63**, 173-202.
- GIMINGHAM (C.H.), 1964. — The composition of the vegetation and its balance with environment. In: Symposium on Land Use in the Scottish Highlands. *Advancement of Science*, London, **21**, 148-152.
- GIMINGHAM (C.H.), 1972. — *Ecology of Heathlands*. Chapman & Hall, London.
- GRANT (S.A.), HUNTER (R.F.) & CROSS (C.), 1963. — The effects of muirburning *Molinia*-dominant communities. *Journal of the British Grassland Society*, **18**, 249-257.
- HEAL (O.W.) & PERKINS (D.F.) Eds., 1978. — *The Ecology of Some British Moors and Montane Grasslands*. Springer-Verlag, Berlin.
- KAYLL (A.J.), 1966. — Some characteristics of heath fires in north-east Scotland. *Journal of applied Ecology*, **3**, 29-40.
- KENWORTHY (J.B.), 1963. — Temperatures in heather burning. *Nature*, London, **200**, 1226.
- MCVEAN (D.N.) & LOCKIE (J.), 1969. — *Ecology and Land Use in Upland Scotland*. Edinburgh University Press.
- MCVEAN (D.N.) & RATCLIFFE (D.A.), 1962. — *Plant Communities of the Scottish Highlands*. Nature Conservancy Council, London.
- MUIRBURN WORKING PARTY, 1977. — *A Guide to Good Muirburn Practice*. H.M.S.O., Edinburgh.
- RAWES (M.) & HOBBS (R.), 1979. — Management of semi-natural blanket bog in the northern Pennines. *Journal of Ecology*, **67**, 789-807.
- RAWES (M.) & WELCH (D.), 1969. — Upland productivity of vegetation and sheep at Moor House National Nature Reserve, Westmorland, England. *Oikos*, Supplementum 11, 72 pp.
- RAWES (M.) & WILLIAMS (R.), 1973. — Production and utilisation of *Calluna* and *Eriophorum*. In: Hill Pasture Improvement and its Economic Utilisation. Potassium Institute Ltd. Colloquium No. 3, 115-119.
- ROBERTSON (R.A.) & DAVIES (G.E.), 1965. — Quantities of plant nutrients in heather ecosystems. *Journal of applied Ecology*, **2**, 211-219.
- SHIMWELL (D.W.), 1975. — Man-induced changes in the heathland vegetation of central England. In: *La Végétation des Landes d'Europe Occidentale*. (Ed. by J.-M. Géhu), pp. 59-74. J. Cramer, Vaduz.
- TAYLOR (K.) & MARKS (T.C.), 1971. — The influence of burning and grazing on the growth and development of *Rubus chamaemorus* in *Calluna-Eriophorum* bog. In: *The Scientific Management of Plant and Animal Communities for Conservation*. (Ed. by E.A.G. Duffey & A.S. Watt), p. 153-166. Symposia of the British Ecological Society, 11. Blackwell, Oxford.
- WATSON (E.V.), 1968. — *British Mosses and Liverworts* (2nd Ed.). Cambridge University Press.
- WHITTAKER (E.), 1961. — Temperatures in heath fires. *Journal of Ecology*, **49**, 709-715.

THE EFFECT OF SPRAYING AND RESPRAYING BRACKEN (*PTERIDIUM AQUILINUM* L. KUHN.) IN HEATHLAND, WITH ASULOX

by J. L. BOSTOCK

Dept. of Biological Sciences, Keele University, Staffordshire

SUMMARY

The effectiveness of aerial and back-pack spraying of bracken (Pteridium aquilinum L. Kuhn.) in heathland, with Asulox (4.4 kg./ha. active ingredient) is reported. The results appear to vary with the type of bracken stand sprayed. Regrowth is rapid and frond density was restored in the third year after spraying, in several cases. After-management is necessary, but respraying once does not eliminate residual fronds, merely preventing regrowth in the season after application.

INTRODUCTION

The phenomenon of bracken invasion of heather heathland has long been recognised (WATT, 1940). It invades during the less competitive phases of the heather life-cycle, the pioneer and degenerate phases (WATT, 1955). Management of most lowland heaths has stopped since the First World War, treeless areas being maintained often by accidental fires or the activities of the Army. This lack of management, combined with the increased incidence of accidental burning as a result of growing visitor pressure on heathland, has resulted in many heather areas being colonised by bracken (ROSE, 1974). For conservation reasons and also because maintenance of vege-

tation, and thereby landscape, diversity is desirable from a visitor point of view, control of bracken invasion is necessary.

Asulox, a foliar systemic herbicide, which is translocated to bracken rhizome bud apices where it prevents m-RNA synthesis, has been used in the control of field bracken in pasture land, with varying degrees of success (WILLIAMS & FOLEY, 1975; WILLIAMS, 1977; VEERASEKARAN *et al.*, 1976).

The optimal concentration for use (4.4 kg/ha) and timing of application (from late July until the end of August) is well documented (ANON, 1974; VEERASEKARAN *et al.*, 1978). The reports of the quantity of bracken regrowth after the first application vary, from 1 % p.a. (DAVIES *et al.*, 1979) to 9 % p.a. (HOLYROYD & THORNTON, 1978), and 44 % after four years (VEERASEKARAN *et al.*, 1978). After management by spot spraying with Asulox has been recommended by the manufacturers (ANON, 1974).

This paper reports the effectiveness of spraying with Asulox by air and back-pack onto two types of bracken stands in heathland, the rate of regrowth of the bracken, the effectiveness of respraying with Asulox, and the response of other heathland species present.

MATERIALS AND METHODS

The area studied is on Cannock Chase, Staffordshire (200-235 m.O.D.), where 2-300 ha of heather heathland show varying degrees of invasion by bracken and birch. The area is a Country Park, an S.S.S.I., and the main stronghold of *Vaccinium intermedium* Ruthe, and therefore bracken control is necessary both for conservation and recreation reasons. The heaths lie on very acid (ph 3.5-4.0), nutrient poor, well-drained podsols on Bunter Pebble Beds. The mean annual precipitation (1968-1978) was 795.8 mm.

THE SPRAYED SITES.

All applications were at a rate of 4.4 kg/ha. Asulam, and no rain fell on the day of spraying. Dilutions followed manufacturers' recommendations (aerial 1:4, backpack 1:100). Large areas were treated in order to assess the consequences to the landscape, and to prevent regrowth because of reinfestation from plot margins. Dates of spraying are shown in Table 1.

Two areas sprayed from the air in 1975 were selected for monitoring and respraying. Tall moderately dense bracken formed almost complete cover on slopes, with heaps of litter, and restricted cover of other species. The second area also included areas on the level, without litter, and with greater cover of *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, and *Deschampsia flexuosa*. The first application was made in July 1975. In July 1976, a strip of the first site was resprayed from the air (0.55 ha), and areas on the sloping and level areas of the second site (0.76 ha) resprayed by back-pack. In 1977 parts of each area were again resprayed by back-pack, in the form of strips overlapping onto previously sprayed areas, (area 1-0.32 ha, area 2-0.5 ha).

In 1976 four recently burnt areas, where regenerating *Calluna vulgaris*, *Vaccinium* species and *D. flexuosa* were being shaded by dense short bracken growth, were sprayed by back-pack, (1.6, 0.5, 1.3 & 1.5 ha). In 1977 strips of the sprayed and unsprayed areas were sprayed (0.2, 0.35, 0.14 & 0.4 ha).

Ten random 4 m² quadrats were assessed per treatment per year, frond numbers, heights and breadths, and in 1978, percentage cover of bracken and other species, being recorded in mid September, before the first frosts but after most frond emergence.

TABLE I
The percentage reduction of bracken frond density in the season following spraying once with Asulox

Site	Year of application	Method of application	Vegetation		Relative ht. of bracken	Percentage reduction of frond density
			+ litter	+ heather		
1	26/7/75	Aerial	++	—	tall	74.1
2-slope	26/7/75	Aerial	++	—	medium	64.0
2-flat i	26/7/75	Aerial	+	+	medium	83.6
3	23/7/76	Back-pack	—	++	short	75.4
	27/7/77	Back-pack	—	++	short	65.8
4	23/7/76	Back-pack	—	++	short	75.5
	27/7/77	Back-pack	—	++	short	84.3
5	23/7/76	Back-pack	—	+	short	84.5
	27/7/77	Back-pack	—	+	short	84.5
6	23/7/76	Back-pack	—	+	short	98.2
	27/7/77	Back-pack	—	+	short	94.7

TABLE 2
The reduction of bracken height in the season following
spraying with Asulox

Site	Year of application	Av.ht. (cm) of unsprayed fronds	Av. ht. (cm) of sprayed fronds	Percentage reduction of frond ht.	Date of burn
1	1975	174.0	56.6	67.0	—
2-slope	1975	106.1	57.3	52.2	—
2-flat i	1975	115.0	55.4	50.0	—
3	1976	37.0	39.0	0.0	1976
4	1976	41.6	35.2	8.0	1976
5	1976	50.7	39.0	31.3	1972
6	1976	62.2	35.4	37.5	1970

In 1976 in three unsprayed areas of the recently burnt sites, frond density and heights were recorded in ten adjacent 4 m² quadrats inside and outside the burn boundary.

RESULTS

INITIAL EFFECTIVENESS OF ASULOX.

The percentage control achieved by spraying once with Asulox varied considerably. The average percentage reduction obtained by aerial spraying (75.0 %) appears to be lower than that obtained by back-pack spraying (83.4 % in 1976, and 82.3 % in 1977) (Table 1). The percentage control at sites with heather present was 82.5 %, and was 69.1 % at sites with taller bracken and litter but no heather present. There was considerable variation in effectiveness at the same site from year to year, which cannot therefore be attributed to site factors such as slope and aspect. Weather conditions, spraying equipment and technique, and the date of application were constant for all sites sprayed by back-pack in 1976 and 1977, and so cannot explain the variation obtained.

The height of bracken was reduced after burning by an average of 33.2 % on three areas typical of the short bracken/heather-rich sites, while there was an increase in frond density (Table 3), enabling the bracken to exploit the newly opened habitat. At the

TABLE 3
The effect of burning on bracken density and frond height 8 months after heather-burning

Site	3	4i	4ii
Av. percentage increase of bracken frond density	151.0	268.0	320.0
Av. percentage reduction of bracken frond height	37.5	38.0	24.0
(Anovar-2-way) Burnt values differ from unburnt values (P < 0.001)			

sites sprayed, bracken showed an increase in height with the length of time since burning (Table 2). (In sprayed treatments), bracken heights in each year became uniform between sites, despite varying heights in the unsprayed areas.

The tall bracken litter-rich sites which had not been recently burnt showed in general a low percentage reduction of frond density. In the shorter-bracken/heather-rich sites, the taller the bracken, and greater the age since burning, the better was the average percentage reduction in frond density (Table 1).

There was no significant relationship between the density of fronds sprayed and the percentage reduction of density obtained.

* REGROWTH OF BRACKEN.

The rate of regrowth of bracken was rapid and was not related to the initial percentage reduction obtained.

ned. The rate varies between 1.4 and 3.4 times increase per year, the average being 2.6 (Table 4). At a short-bracken/heather-rich site with the average initial remaining frond density after spraying of 17.5 %, regrowth would result in similar values for frond density in sprayed and unsprayed areas in the third year after application. Values of frond density after regrowth can exceed those in unsprayed areas.

* THE EFFECTIVENESS OF RESPRAYING WITH ASULOX IN ELIMINATION OF RESIDUAL FRONDS.

Respraying in years after the initial application was not able to eliminate the residual frond numbers. The average reduction in cover values in twice sprayed areas compared to once sprayed areas, in 1978, was 19.5 % in heather-rich areas and 38 % in tall

TABLE 4

The rate of regrowth of bracken frond density in years after spraying with Asulox.

Site	Year of application	Bracken frond density (as a % of unsprayed values)		
		1 year after application	2 years after application	3 years after application
1	1975	25.9	57.9	146.6
2-slope	1975	36.0	69.3	98.1
2-flat i	1975	16.4	53.8	78.4
3	1976	24.6	62.2	
4	1976	24.5	70.1	
5	1976	15.5	55.5	
6	1976	1.8	19.9	

(Kruskal-Wallis 2-way + STP.) At sites 1 and 2, Frond density in year 3 > year 2 > year 1 ($P < 0.01$)
 (Anovar 2-way & SNK) At sites 3, 4, 5 and 6, frond density in year 2 > 1 ($P < 0.05$)

TABLE 5

The effect of respraying with Asulox on bracken frond density and cover at sites 1 & 2.

	Year of application	Site 1	2-flat i	2-slope
i) Av. percentage cover of bracken in 1978	1975 + 1976 + 1977 1975 + 1976 1975 Unsprayed	48.2 43.4 84.8 97.6	36.6 41.0 81.1 82.5	17.5 48.4 81.3 87.2
ii) Av. bracken frond density in 1978 as a % of unsprayed values	1975 + 1976 + 1977 1975 + 1976 1975	57.6 59.1 146.6	49.2 54.2 99.4	19.6 48.8 98.1
iii) Av bracken frond no / 4 m ² in the year after the final application	1975 + 1976 + 1977 1975 + 1976 1975	27.3 0.4 9.0	50.9 24.8 42.3	20.1 6.8 31.7

i) Kruskal-Wallis 1-way + STP) Bracken cover percentage – unsprayed & 1975 > 1975 + 1976 & 1975 + 1976 + 1977. ($P < 0.01$) - all sites
 ii) (Anovar 2-way) Bracken frond no / 4 m² in 1978 – control = 1975 > 1975 + 1976 = 1975 + 1976 + 1977 ($P < 0.05$).
 iii) (Kruskal-Wallis 2-way + STP.) Av no bracken fronds / 4 m² in the year after the final application, 1975 + 1976 + 1977 > 1975 + 1976 = 1975. ($P < 0.01$)

TABLE 6
The effect of respraying with Asulox on bracken frond density and cover at sites 3, 4, 5 & 6.

	year of application	Site 3	4	5	6
i) Av. percentage cover of bracken in 1978	1976 + 1977 1976 Unsprayed	54.0 77.6 86.6	51.0 80.1 91.7	19.3 39.9 79.1	14.9 41.0 90.5
ii) Av. bracken frond density in 1978 as a % of unsprayed values	1976 + 1977 1976	39.7 59.8	37.0 48.9	22.6 44.2	7.5 19.9
iii) Av bracken frond no./4 m ² in the year after the final application	1976 + 1977 1976 1977	77.8 51.2 85.5	68.2 45.2 46.3	28.4 18.4 14.3	20.6 4.8 14.4
i) (Kruskal-Wallis 2-way + STP) Bracken cover percentage - control > 1976 > 1976 + 1977 (P < 0.01)					
ii) (Anovar 2-way) Bracken frond no/4m ² in 1978 1976 > 1976 + 1977 (P < 0.001).					
iii) (Anovar 2-way) Bracken frond no /4m ² in the year after the final application-all values are not significantly different					

bracken areas (Tables 6 & 7-i & ii). When measured in the season after the second application, the effect of respraying on frond density was the same as spraying once, measured in the previous season (Tables 6 & 7-i & ii). Therefore respraying once appears only to prevent a year of bracken regrowth.

A third application in the next year did not appear to prevent regrowth, and had little more effect than spraying twice (Table 6 iii, twice sprayed > three times).

* THE RESPONSE OF OTHER VEGETATION PRESENT TO THE REMOVAL OF THE BRACKEN CANOPY.

After burning, frond density increased (Table 3). At site 5, the sprayed bracken was invading out into the heather covered area of the burn. Four years after the area was burnt, below the bracken canopy, heather cover was 63 % lower and heather height 40.3 % lower than in the adjacent unshaded area (P 0.001). At the short bracken/heather-rich sites 3, 4, & 5, selected for initial vegetation uniformity, even only two seasons after removal of the bracken

TABLE 7

The relationship between the percentage of bracken cover and angiosperm cover at short-bracken/heather-rich sites.

Site	
3	% angiosperm cover 71.3 - 0.4643 x % bracken cover (P < 0.001)
4	" " " - 56.1 - 0.3433 x " " " (P < 0.01)
5	" " " = 75.9 - 0.4355 x " " " (P < 0.001)
Regression lines are significantly different between sites (P < 0.05)	

canopy there was a significant relationship between the cover values of bracken in the various treatments and the total cover of angiosperms present (Table 7).

DISCUSSION

The high level of variation in effectiveness of spraying with Asulox on a field scale at Cannock Chase results in a lower average percentage reduction of frond density than reported elsewhere. Previous reports have not dealt with bracken stands on burnt

heathland. The higher percentage reduction of frond density reported by HOLROYD & THORNTON (1978), and DAVIES *et al.* (1979) may result from competition because of the grass sward present, or the different types of bracken stand, or differences in climatic conditions. VEERASEKARAN *et al.* (1979) reported a 98 % reduction in frond density after using the same concentration and time of application as used at Cannock, when a tall pure bracken stand on a deep loam was sprayed in the West of Scotland. Lack of competition after heathland burning cannot therefore be the only explanation of the variation and low values found. Site 5 was on a slope, and therefore the poorer results obtained in spraying bracken on a slope cannot be attributed solely to problems involved in aerial spraying. The lack of a relationship between the density of stand sprayed and the effectiveness of the spray indicates that the variation is not caused by too little chemical being used for the density of the stand. VEERASEKARAN *et al.* (1979) also demonstrated that even when half the concentration of Asulam used at Cannock was sprayed (2.2 kg/ha), then a 93 % reduction of frond density was still obtained.

The apparent difference in effectiveness of the spray with the age of the bracken since burning indicates that stand characteristics may explain part of the difference in performance of Asulox on this heathland.

Few reports of the rate of regrowth are available. Very little regrowth was reported in pastureland in the West of Scotland after two years (WILLIAMS & FOLEY, 1975), after four years (WILLIAMS, 1977), and after six years (DAVIES G.E., personal communication). VEERASEKARAN *et al.* (1979) reported that the initial 98 % control was reduced to 66 % after four years after use of 4.4 kg/ha. Asulam, and 2.2 kg/ha. resulted in 31 % control after this time. The rate of regrowth was rapid, as reported here, but the initial control was better. Therefore regrowth appears to be restricted by the presence of competing vegetation.

It is doubtful whether the apparent advantage given to the other heathland vegetation by the removal

of the bracken canopy for only three years will enable the plants to outcompete the bracken at a more vigorous phase of their life-cycle as in WATT (1955), especially if frond density increases above that of the initial stand. A longer-term control of bracken would be necessary for this, as it would be to produce lasting vegetation diversity in recreation areas. After-management in the heathland context is therefore necessary.

The reduction of bracken heights after spraying, to a uniform height in each year suggests that an environmental factor such as frosting or summer drought is affecting the growth of the residual isolated fronds. This may indicate that after-management would be occurring of an already taxed population. The drastic techniques of ploughing, reseeding, fertilising and mob-stocking of animals which are practised as after-management in pastureland are inappropriate in heathland. The lack of ability of respraying to control residual fronds indicates that a similar percentage of buds can develop irrespective of the number of sprayings. This result is unexpected. The fronds arising in the year after spraying may have been shielded from the spray, or may arise from rhizomes which carried no fronds in the year of application. In these cases respraying should contain regrowth, but does not. This may indicate the involvement of some of the massive reserves of dormant buds on the rhizomes. The negligible effect of the third spraying is not understood as the spray proved highly effective where it overlapped onto unsprayed bracken.

Therefore, because of the variable, poor levels of initial control obtained on these heathland sites and the rapid rate of regrowth, after-management is necessary. Respraying with Asulox did not eradicate residual fronds. Further investigations into alternative after-management techniques are being conducted.

ACKNOWLEDGMENTS.

The author would like to thank Staffordshire County Council, for the provision of land and technical assis-

tance, the experiments being carried out as part of the County spraying programme. The work was conducted during the preparation of a management plan for the Country Park, for the Countryside Commission.

REFERENCES

- ANON, 1974. — Asulox for the control of bracken. Product Manual, May & Baker Ltd.
- DAVIES (G.E.), NEWBOULD (T.) & BAILLIE (G.J.), 1979. — The effect of controlling bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.) on pasture production. *Grass and Forage Science*, **34**, no. 3.
- HOLYROYD (J.) & THORNTON (M.E.), 1978. — Factors influencing the control of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) with asulam. *Weed Res.*, **18**, 181-186.
- ROSE (F.), 1974. — The Vegetation of Heaths. — in The Southern Heathlands Symposium. The Surrey Naturalist Trust, p. 13-22.
- VEERASEKARAN (P.), KIRKWOOD (R.C.) & FLETCHER (W.W.), 1976. — The mode of action of asulam (methyl (4-amino benzene sulphonyl) carbamate) in bracken. *Bot. J. Linn. Soc.*, **73**, 247-268.
- VEERASEKARAN (P.), KIRKWOOD (R.C.) & FLETCHER (W.W.), 1978. — Studies on the mode of action of asulam in bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) III Longterm control of field bracken. *Weed Res.*, **18**, 315-319.
- WATT (A.S.), 1940. — Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*) I — The Rhizome. *New Phytologist*, **39**, 401-422.
- WATT (A.S.), 1955. — Bracken versus heather, a study in plant sociology. *J. Ecol.*, **43**, 490-506.
- WILLIAMS (G.H.) & FOLEY (A.), 1975. — Effects of herbicides on bracken rhizome survival. *Ann. appl. Biol.*, **79**, 109-111.
- WILLIAMS (G.H.), 1977. — Qualitative effects of asulam and glyphosate on swards dominated by bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). *J. British Grassld. Soc.*, **32**, 142-155.

THE BURNING OF HEATHER MOORLAND FOR RED GROUSE

by G. R. MILLER

Institute of Terrestrial Ecology, Banchory, Kincardineshire, Scotland.

SUMMARY

This paper briefly reviews research into the habitat requirements of red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) and the management of the birds' main food plant, heather (*Calluna vulgaris*), by controlled rotational burning. The purpose is to summarise information relevant to the efficient use of moorland for grouse-shooting.

Grouse are territorial and almost totally dependent on heather for cover and food. To cater for the birds' needs and thus maintain a large breeding stock, heather-burning should be carefully planned and all fires strictly controlled. Two points are important. First, it is necessary to cultivate heather by burning it at the correct intervals. This ensures that regeneration is rapid, so minimising the risk of invasion by unwanted plant species. Second, long narrow strips must be burned every year on all parts of the heather moorland with the aim of producing a mosaic of heather stands of diverse age, height and density. Grouse can then find sufficient tall old heather for cover and short young heather for food within small territories, so producing a dense breeding population. Heather moorland burned in this fashion will yield a bigger average annual crop of grouse than is obtainable from moorland that is unburned or else burned with large wide fires.

INTRODUCTION

Red grouse (*Lagopus lagopus scoticus* Lath.) are endemic British gamebirds. They are territorial, weigh 550-750 g and stand 250-300 mm tall. The current year's shoots of heather (*Calluna vulgaris*

(L.) Hull) comprise 50-100 % of their diet, depending on season (JENKINS *et al.*, 1963), and heather plants also provide essential cover and shelter. The birds are therefore more or less restricted to moorland containing appreciable amounts of heather in the vegetation.

Grouse-shooting is important economically. It commands a high price amongst sportsmen, currently (1979) as much as £ 300 sterling per person daily on the most popular moors. Indeed, the income from shooting can sometimes exceed the returns from sheep-farming or forestry, and this is reflected in the capital value of the land (AIRLIE, 1971). Although thousands of square kilometres of British moorlands ('grouse moors') are managed for shooting, their production of grouse is negligible. A first class grouse moor might yield annually 1-1.5 birds per hectare (JENKINS *et al.*, 1963, 1967), no more than about 1 kg of live-weight, but most moors produce less than half of this amount (MILLER & WATSON, 1974 a).

Red grouse are also of considerable scientific interest and have been studied intensively for the last 20 years. As with many other species of wild herbivore, their numbers fluctuate widely from year to year on any one area but nevertheless show consistent differences between the long-term averages for different areas. Grouse are particularly suited for studies of population ecology because they are sedentary, territorial, almost monophagous, readily trapped and easily observed in the wild. Much attention has also been focussed on the ecology of heather, the dominant species in more than one million

hectares of British moorland vegetation. In addition to being the primary food plant of red grouse, heather is an important item in the diets of domesticated sheep, red deer (*Cervus elaphus* L.) and mountain hares (*Lepus timidus* L.).

The research on red grouse and heather has led to more knowledge about these species and to a better understanding of the role of food in limiting an animal population. Much of this information has proved useful in devising a system of moorland management that maximises stocks of breeding grouse. This paper considers the scientific background to the practical recommendations outlined elsewhere (WATSON & MILLER, 1976; Muirburn Working Party, 1977).

AIMS OF BURNING

For at least two centuries British moorlands have been burned by shepherds and gamekeepers to benefit free-ranging herbivores, principally sheep and red grouse. The periodic burning of heather is necessary because usually less than 10 % of the plant's annual production of dry matter is eaten (MILLER & WATSON, 1974 b), so allowing woody material to accumulate year by year. The rate of increase in the aerial biomass of heather (CHAPMAN & CLARKE, 1980) is controlled mainly by the degree of imbalance between the production and the consumption of dry matter. Fire removes the product of this imbalance and makes way for the young growth preferred by herbivores.

There is no doubt that grouse numbers can be altered by heather-burning. Field surveys (MILLER *et al.*, 1966; PICOZZI, 1968) have shown that the mean density of grouse on different moorlands is correlated positively with the amount of heather and negatively with its average age. In addition, experiments (MILLER *et al.*, 1970; LANCE & PHILLIPS, 1981) have confirmed that burning to rejuvenate heather can increase the numbers of breeding grouse on previously unburned moorland. Burning may benefit

grouse in two ways. Firstly, in both summer and winter the concentration of nitrogen in the shoots of newly regenerated heather is higher than at any other time during the plant's life (Fig. 1). This is equally true of several other important nutrients, including phosphorus (MILLER, 1979). However, this apparent improvement is short-lived, the nutrient content of shoots from four-year-old plants being no greater than in much older heather (Fig. 1). The second benefit is that all heather shoots are readily accessible to grouse during the first few years after a fire. Grouse then have a wide choice of material from which to select their diet. However, plants become increasingly tall and dense as they age until, when they exceed about 250 mm in height, only a few shoots are within easy reach of grouse.

The development of tall, impenetrable stands of heather, with shoots both inaccessible and deficient in nutrients, could be delayed if about 50 % of the current year's growth were removed annually by grazing (GRANT & HUNTER, 1966, 1968). Domestic sheep can control the growth of heather on small plots. In practice, however, it is impossible to do this widely because of the heather's relative indigestibility to sheep (MILNE, 1974). Burning has therefore evolved as the cheapest and most effective way of increasing the chemical quality and accessibility of heather.

Heather-burning might appear to be a relatively simple exercise. In reality, it takes much planning, labour and skill to burn with proper regard to the needs of grouse. These needs are twofold and relate to the status and condition of the heather: (a) it should be predominant in the moorland vegetation and (b) it should provide the grouse with adequate cover and food.

MAINTAINING A PREDOMINANCE OF HEATHER

In favourable conditions, as in much of eastern Scotland, heather plants grow densely, so eliminating

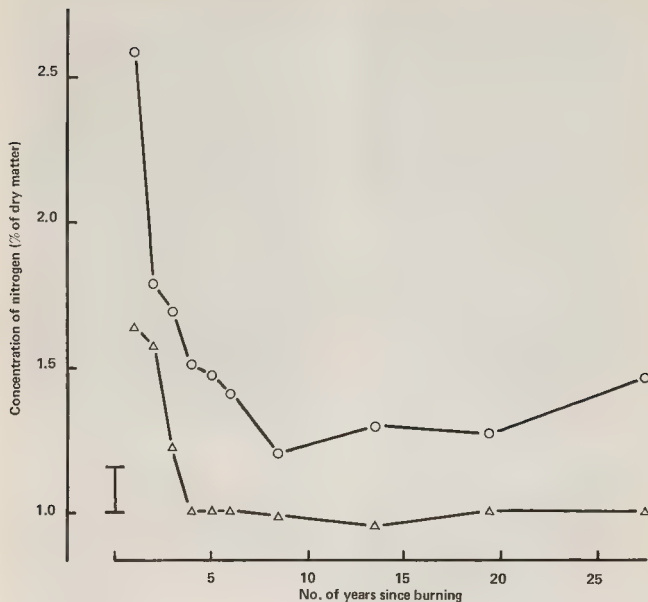


FIG. 1. — Mean concentration of nitrogen in shoot tips of heather in June (O) and in December (Δ) in relation to time since burning. Vertical bar shows least significant difference ($P < 0.05$) between any two means (from MILLER, 1979)

competitors and forming almost pure stands. In a good year, a pure stand can yield up to 800 000 heather seeds per m^2 (MILLER, 1979), ample for colonising bare ground. In addition, heather plants

can regenerate vegetatively after a fire by sprouting from buds at the bases of charred stems. The species is thus well suited for management by periodic burning.

The dominance of heather can be sustained by burning only when it has achieved maximum coverage of the ground and has suppressed its competitors. After burning, rapid regeneration of the heather is needed to discourage any invasion of the bared ground by competing species. Shoots that sprout from the base of burnt heather stems grow quickly because the root system, containing stored carbohydrates, remains undamaged. On the other hand, the establishment of new heather plants from seeds is erratic (GIMINGHAM, 1972) and the growth of seedlings is slow during their first year or two of life. Two examples of the small contribution of seedlings to the initial stage of regeneration are given in Table 1. In both cases, the crop of seedlings after one growing season amounted to less than 1 g per m². By contrast vegetative regeneration gave 7 or 28 g per m², depending on the density of heather stems prior to the fire. The heather stand with the superior vegetative regeneration recovered much the faster, attaining 75 % ground coverage during the fourth year after burning. Vegetative regeneration is thus preferable to seedling regeneration.

The amount of sprouting from the bases of burnt heather stems can vary widely, depending on climate, soil, grazing, season of burning (MILLER & MILES, 1970) and intensity of the fire (WHITTAKER, 1961). However, the age of a heather stand at the time of burning is probably the main determinant of its successful vegetative regeneration for two reasons. First, the density of stems in stands of ageing heather declines progressively as some individuals enlarge and others die (MILLER & MILES, 1970). Potential sites for vegetative regeneration are therefore reduced in number; indeed, clipping experiments (Fig. 2) have confirmed that the amount of regeneration per unit area is closely correlated with stem density ($r = 0.97$, $P < 0.01$). Moreover, the capacity of older stems to sprout after burning also declines. Thus MILLER & MILES (1970) found only 17 sprouts per 100 stems after cutting 37-year-old heather, compared with about 40 sprouts per 100 stems of plants aged 14 and 18 years. This loss of regenerative capacity has been attributed to annual

increments of wood gradually engulfing the buds from which sprouting occurs (MOHAMED & GIMINGHAM, 1970).

The decline in the density and regenerative capacity of heather stems is a function of their physiological age, not necessarily their chronological age. The physiological ageing of heather, represented by WATT's (1955) sequence of phases of development, 'pioneer', 'building', 'mature' and 'degenerate', is related to the plant's rate of growth, i.e. its annual production of dry matter less whatever is consumed by herbivores. Heather plants that grow slowly due to heavy grazing, poor soil or cold climate remain short, dense and vigorous (i.e. in the building phase) for much longer than do fast-growing plants.

By the middle of the building phase, heather plants are usually 200-300 mm tall and have attained maximum coverage of the ground. Vegetative regeneration after fire is often prolific then, mainly because there may be 800-1,400 living stems per m² in a heather-dominant stand (Table 1, Fig. 2). These characteristics make the building phase of development the most suitable period for burning heather. Chronologically, this stage of the heather plant's life may be reached at between 6 years and 20 years (or even longer) after burning, depending on its rate of net growth. The average time taken for the heather on

TABLE 1

Regeneration of heather after the burning in April of stands with high and low densities of heather stems. (a) mean weight ($\pm$ 95 % confidence limits) of seedlings and vegetative sprouts of heather after one growing season, and (b) time taken for regenerating heather to cover 75 % of the ground.

		Density of heather stems before burning (no. m ⁻²)	
		1455	641
(a)	Mean weight (gm ⁻²) after one growing season of		
	(i) seedlings	0.4 ($\pm$ 0.3)	0.7 ($\pm$ 0.6)
	(ii) sprouts	27.7 ($\pm$ 9.5)	6.7 ($\pm$ 6.5)
(b)	No. of years taken to attain 75 % cover	4	7

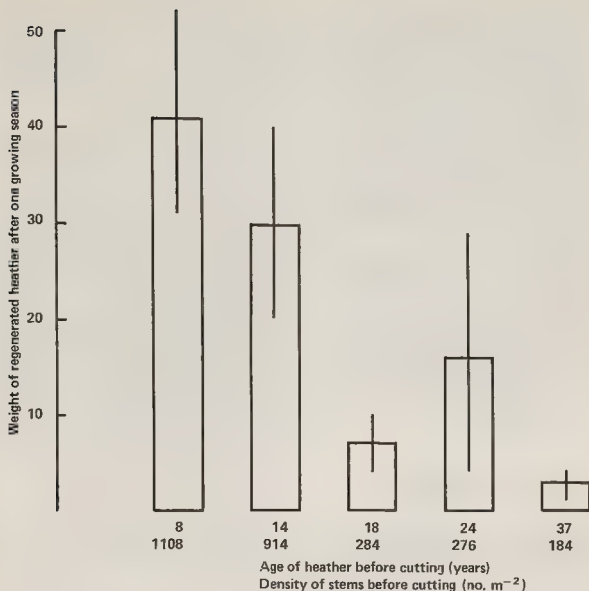


FIG. 2. — Vegetative regeneration of cut heather in relation to age and density of stems. Vertical lines show 95% confidence limits (from MILLER & MILES, 1970).

a particular moorland to develop to the building phase determines the burning rotation, i.e. the period that should elapse between successive fires at one place. It also determines what proportion of the heather moor needs to be burned each year: if, for

example, the heather takes 10 years to reach the building phase, one-tenth of the moorland should be burned annually. If burning is postponed until the mature or degenerate phase, regeneration may have to come mainly from seedlings.

The slow recovery that is a consequence of seedling regeneration can allow the replacement of heather by other species, especially grasses, sedges and rushes which generally have superior relative growth rates (GRIME & HUNT, 1975). Particular care is needed when burning associations of heather and *Molinia caerulea* (L.) Moench. Established tussocks of this grass are seldom killed, even by hot fires (GRANT *et al.*, 1963), and new leaves grow much faster than either sprouts or seedlings of heather. The same is true of another densely tussocky species, *Trichophorum cespitosum* (L.) Hartm., as well as of the rhizomatous *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. None of these potential replacements is eaten by grouse.

Sometimes, accidental or badly managed fires result in the total failure of all vascular species to regenerate, either vegetatively or from seeds (MALTBY, 1980). In such circumstances, there is a risk of rapid and irreversible soil erosion.

In summary, heather should be burned by the time it has reached the late building phase of development. Plants will then have attained maximum coverage of the ground without having lost their powers of vegetative regeneration.

PROVIDING GROUSE WITH COVER AND FOOD

Individual grouse territories, established by the cock birds in autumn, can vary in size from 0.2 ha to 13.2 ha but most fall within the range 2-5 ha (WATSON & MILLER, 1971). Usually all parts of a heather moorland are occupied and, if most territories are small, the stock of birds that breed in spring will be correspondingly large. Territorial defence is particularly vigorous in late winter and spring, when each breeding pair must find all cover and food within their own ground.

Red grouse are vulnerable to several species of predator besides man (JENKINS *et al.*, 1964). Hence

their dispersion and movements are influenced by the availability of cover. The birds generally prefer to feed along boundaries between stands of short and tall heather (SAVORY, 1974) and they seldom stray farther than 10-15 m from heather taller than 200 mm, which is sufficient to provide a hiding place from raptors. Tall heather is also used for nesting (JENKINS *et al.*, 1963).

Fires that burn on a wide front and consume scores of hectares at a time are therefore unsuitable for grouse management. Indeed, the tracts of open ground left by uncontrolled fires are not colonized by grouse until the heather has grown tall enough to provide cover. Ideally, there should be a diversity of age and structure amongst the stands of heather that constitute the birds' habitat. A close interspersed of patches of short and tall heather provides numerous safe feeding places per unit area and allows small territories to satisfy the needs of breeding grouse. Both field observations (MILLER & WATSON, 1978 b) and experiments (MILLER *et al.*, 1970; LANCE & PHILLIPS, 1981) have shown that grouse take relatively small territories where there is such a mosaic of tall and short heather. A suitable pattern can be produced by burning many long narrow strips criss-crossed throughout the moorland. Ideally, each strip should be no wider than 25 m, up to 1 km or more in length and the heather remaining at either side should be at least 200 mm tall. Three or more men might be needed to control such a fire.

Grouse eat only a negligible proportion of the annual crop of heather shoots on their territories (MILLER & WALSON, 1978 a) and so, given suitable cover, they are able to graze selectively throughout. The birds prefer shoots containing high concentrations of nitrogen (MILLER, 1968; MOSS, 1972). Also, LANCE (1978) found that the size of grouse territories varies inversely with the amount of nitrogen per unit area, and several other studies (reviewed by WATSON & MOSS, 1972) have shown that grouse numbers are related to the nitrogen content of heather. The birds might therefore be expected to graze preferentially on heather aged 1-3 years (Fig. 1) and to take small territories wherever stands

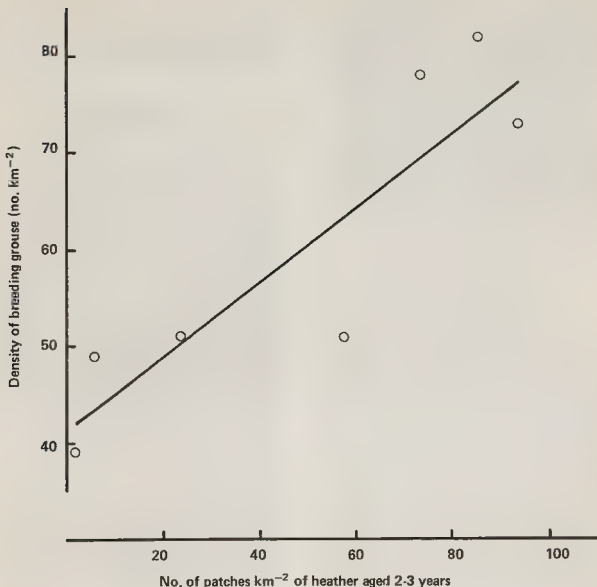


FIG. 3. — Density of breeding red grouse in relation to amount of heather aged 2-3 years (from MILLER *et al.*, 1970).

of such heather occupy an appreciable proportion of ground. In fact grouse consistently avoid eating shoots of one-year-old heather, both in captivity (MOSS *et al.*, 1972) and in the wild (SAVORY, 1978). There is no obvious reason for this apparent distaste for the most nitrogen-rich heather but it effectively

reduces to two years the period during which grouse might gain any nutritional advantage as a result of heather-burning.

Evidence for the possible importance of two- and three-year-old stands of heather in reducing territory size comes from an analysis of experimental data

from Scotland (MILLER *et al.*, 1970) and Ireland (LANCE & PHILLIPS, 1981). Both experiments involved the burning of small patches and strips of heather for several successive years on previously unmanaged moorland. In the Scottish experiment, lasting eight years, the density of breeding grouse was closely correlated ($r = 0.89$, $P < 0.01$) with the number of patches of heather aged 2-3 years (Fig. 3). The Irish data span only five years but there was a similarly high correlation ($r = 0.86$, $P < 0.10$) between grouse density and the proportion of ground occupied by heather of this age. Both experiments show that it is necessary to burn at least every second year to ensure a continuing supply of heather that is both nutritious and palatable to grouse.

CONCLUSION

Burning to maintain a monoculture of heather and create a diversity of age and structure amongst the plants within this monoculture is a complex operation. There must be careful programming to ensure that large stands of heather do not become senescent and that the correct proportion of moorland is burned every year. It is necessary to allocate enough labour for the strict fire control that is needed to produce the desired mosaic of heather stands. Assuming that there is a 15-year rotation, the annual labour requirement might be about 60 man-days per 1,000 ha.

It is often difficult to achieve the ideal rotation and pattern because unsuitable weather may restrict burning to a mere 20-25 days within the legal burning season. Nevertheless, a carefully planned and vigorously executed burning programme can be profitable. It may not prevent year to year fluctuations in the density of breeding grouse because these are often caused by extremes of weather. Good burning, however, makes it possible for grouse populations to fluctuate around a higher average density than they do on badly managed ground.

ACKNOWLEDGEMENTS.

I am grateful to Dr S.W. Greene and Dr A. Watson for commenting on the manuscript.

REFERENCES

- AIRLIE (Earl of), 1971. — Making full use of an upland estate. *Landowning in Scotland*, **142**, 3-6.
- CHAPMAN (S.B.) & CLARKE (R.T.), 1980. — Some relationship between soil, climate, standing crop and organic matter accumulation within a range of *Calluna* heathlands in Britain. *Bulletin, Société d'Ecologie (France)*, **11**.
- GIMINGHAM (C.H.), 1972. — Ecology of Heathlands. Chapman & Hall, London.
- GRANT (S.A.) & HUNTER (R.F.), 1966. — The effects of frequency and season of clipping on the morphology, productivity and chemical composition of *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *New Phytologist*, **65**, 125-133.
- GRANT (S.A.) & HUNTER (R.F.), 1968. — Interactions of grazing and burning on heather moors and their implications in heather management. *Journal of the British Grassland Society*, **23**, 285-293.
- GRANT (S.A.), HUNTER (R.F.) & CROSS (C.), 1963. — The effects of mowburning *Molinia* — dominant communities. *Journal of the British Grassland Society*, **18**, 249-257.
- GRIME (J.P.) & HUNT (R.), 1975. — Relative growth — rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology*, **63**, 393-422.
- JENKINS (D.), WATSON (A.) & MILLER (G.R.), 1963. — Population studies on red grouse *Lagopus lagopus scoticus* (Lath.) in north-east Scotland. *Journal of Animal Ecology*, **32**, 317-376.
- JENKINS (D.), WATSON (A.) & MILLER (G.R.), 1964. — Predation and red grouse populations. *Journal of Applied Ecology*, **1**, 183-195.
- JENKINS (D.), WATSON (A.) & MILLER (G.R.), 1967. — Population fluctuations in the red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Journal of Animal Ecology*, **36**, 97-122.
- LANCE (A.N.), 1978. — Territories and the food plant of individual red grouse. II. Territory size compared with an index of nutrient supply in heather. *Journal of Animal Ecology*, **47**, 307-313.

- LANCE (A.N.) & PHILLIPS (J.), 1981. — Responses of red grouse to serial heather-burning in eastern Ireland. Transactions of the 12th Congress of the International Union of Game Biologists, (in press).
- MALTBY (E.), 1980. — The impact of severe fire on *Calluna* moorland in the North York Moors. *Bulletin, Société d'Ecologie (France)*, 11.
- MILLER (G.R.), 1968. — Evidence for selective feeding by red grouse, hares and rabbits. *Journal of Wildlife Management*, 32, 849-853.
- MILLER (G.R.), 1979. — Quantity and quality of the annual production of shoots and flowers by *Calluna vulgaris* in north-east Scotland. *Journal of Ecology*, 67, 109-129.
- MILLER (G.R.), JENKINS (D.) & WATSON (A.), 1966. — Heather performance and red grouse populations. I. Visual estimates of heather performance. *Journal of Applied Ecology*, 3, 313-326.
- MILLER (G.R.) & MILES (J.), 1970. — Regeneration of heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) at different ages and seasons in north-east Scotland. *Journal of Applied Ecology*, 7, 51-60.
- MILLER (G.R.) & WATSON (A.), 1974 a. — Heather moorland: a man-made ecosystem. Conservation in Practice (Ed. by A. Warren & F.B. Goldsmith), p. 145-166. John Wiley & Sons, London.
- MILLER (G.R.) & WATSON (A.), 1974 b. — Some effects of fire on vertebrate herbivores in the Scottish Highlands. Proceedings of the Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference, 13, 39-64.
- MILLER (G.R.) & WATSON (A.), 1978 a. — Heather productivity and its relevance to the regulation of red grouse populations. Production Ecology of British Moors and Montane Grasslands (Ed. by O.W. Heal & D.F. Perkins), p. 277-285. Springer-Verlag, Berlin.
- MILLER (G.R.) & WATSON (A.), 1978 b. — Territories and the food plant of individual red grouse. I. Territory size, number of mates and brood size compared with the abundance, production and diversity of heather. *Journal of Animal Ecology*, 47, 293-305.
- MILLER (G.R.), WATSON (A.) & JENKINS (D.), 1970. — Responses of red grouse populations to experimental improvement of their food. Animal Populations in Relation to their Food Resources (Ed. by A. Watson), p. 323-335. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- MILNE (J.A.), 1974. — The effect of season and age of stand on the nutritive value of heather (*Calluna vulgaris*) to sheep. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 83, 281-289.
- MOHAMED (B.F.) & GIMMINGHAM (C.H.), 1970. — The morphology of vegetative regeneration in *Calluna vulgaris*. *New Phytologist*, 69, 743-750.
- MOSS (R.), 1972. — Food selection by red grouse (*Lagopus l. scoticus*) in relation to chemical composition. *Journal of Animal Ecology*, 41, 411-428.
- MOSS (R.), MILLER (G.R.) & ALLEN (S.E.), 1972. — Selection of heather by captive red grouse in relation to the age of the plant. *Journal of Applied Ecology*, 9, 771-781.
- MUIRBURN WORKING PARTY, 1977. — A Guide to Good Muirburn Practice. H.M.S.O., Edinburgh.
- PICOZZI (N.), 1968. — Grouse bags in relation to the management and geology of heather moors. *Journal of Applied Ecology*, 5, 483-488.
- SAVORY (C.J.), 1974. — The Feeding Ecology of Red Grouse in N.E. Scotland. Ph. D. thesis, University of Aberdeen.
- SAVORY (C.J.), 1978. — Food consumption of red grouse in relation to the age and productivity of heather. *Journal of Animal Ecology*, 47, 269-282.
- WATSON (A.) & MILLER (G.R.), 1971. — Territory size and aggression in a fluctuating red grouse population. *Journal of Animal Ecology*, 40, 367-383.
- WATSON (A.) & MILLER (G.R.), 1976. — Grouse Management, 2nd edn. The Game Conservancy, Fordingbridge.
- WATSON (A.) & MOSS (R.), 1972. — A current model of population dynamics in red grouse. *Proceedings of the International Ornithological Congress*, 15, 134-149.
- WATT (A.S.), 1955. — Bracken versus heather, a study in plant sociology. *Journal of Ecology*, 43, 490-506.
- WHITTAKER (E.), 1961. — Temperatures in heath fires. *Journal of Ecology*, 49, 709-715.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES LANDES ARMORICAINES : PEUPLEMENT MYRMECOLOGIQUE

par Jeanne LE DUCHAT D'AUBIGNY

Laboratoire de zoologie et d'écologie, Université de Rennes

RÉSUMÉ

La faune myrmécologique de Bretagne est très peu connue et cette note peut être considérée comme la première prospection systématique effectuée dans un écosystème de cette région.

La liste des espèces trouvées dans les landes bretonnes présente de très grandes similitudes avec celle établie par BRIAN dans le Dorset.

Contrairement à la végétation et à de nombreux autres invertébrés, les fourmis ne présentent pas une répartition zonée dans les landes armoricaines. Prédateurs actifs, ces insectes semblent également jouer un rôle non négligeable sur le plan pédologique (forage de nombreuses galeries temporaires) et exercent une action discrète, mais certaine, sur la phytocénose (stockage de graines, de matière organique, etc.). Leur rôle ne peut être négligé dans des études orientées vers l'analyse du fonctionnement de l'écosystème « Lande ».

INTRODUCTION

Les Fourmis, en modifiant les caractéristiques physiques et chimiques d'un sol (GASPAR, 1972; PETAL, 1972), peuvent exercer une action indéniable non seulement sur celui-ci mais également sur les phytocénoses qu'il supporte. Elles sont de plus l'un des groupes d'invertébrés prédateurs numériquement dominants (PETAL, 1972). Il était donc intéressant d'étudier ces Insectes dans une étude globale de l'écosystème lande, notamment dans un but comparatif

SUMMARY

The ant fauna of Brittany is little known and this paper may be considered as the first systematic survey of an ecosystem in that area.

The list of ant species recorded in the heath and moorlands of Brittany shows great similarities with that recorded by BRIAN in Dorset.

In contrast with vegetation and numerous other invertebrates ants do not show a definite zoning in their distribution in the heaths of Brittany. These insects, which are active predators, also seem to play a sizable role as regards the soil (excavation of temporary galleries) and have an unobtrusive but real action on the phytocenosis (storage of seeds, organic matter, etc.). Their role should not be overlooked in investigations aiming at an analysis of the functioning of heath and moor ecosystems.

avec les travaux réalisés en Grande-Bretagne sur ce type de milieux.

Si la faune myrmécologique du sud de la France est assez bien connue, il n'en est pas de même pour les régions plus septentrionales, et notamment la région de l'ouest, qui n'a fait l'objet que de très peu de prospections : une liste faunistique pour la Seine-Maritime (COULON, 1924) et une étude en Touraine (LEMOIR, 1971); la Bretagne a été très peu étudiée dans ce domaine à tel point que BERNARD la citait en 1968 comme une province restant à explorer. Seuls, deux brefs inventaires faunistiques dressés par

BARRET (1967, 1968) la concernant. Par contre, des recherches approfondies sur les fourmis des landes britanniques, présentant certaines analogies avec les landes bretonnes, sont menées depuis une vingtaine d'années, principalement par BRIAN et ses collaborateurs.

L'étude que nous avons effectuée doit être considérée comme préliminaire. Elle comprend tout d'abord une approche qualitative du peuplement myrmécologique des landes de Fréhel (Côtes-du-Nord) et de quelques autres landes armoricaines du Finistère (Monts d'Arrée) et d'Ille-et-Vilaine (Paimpont). Nous avons ensuite étudié à Fréhel l'abondance relative des espèces dans les faciès hygro-, méso- et xérophile de la lande, afin de voir si la composition des peuplements révèle l'existence d'une zonation aussi nette que celle mise en évidence pour les phytocénoses. Quelques données sur l'évolution numérique des colonies et sur l'impact des fourmis sur les biocénoses de la lande ont également été recueillies mais elles doivent être considérées comme la première approche d'un problème qui mériterait d'autres prolongements.

Pour la détermination des espèces nous avons utilisé principalement la faune de BONDROIT (1918, 1919) et celle plus récente de BERNARD (1968). Les problèmes taxinomiques concernant ce groupe restent délicats et nous tenons à remercier les spécialistes qui ont bien voulu vérifier nos déterminations : M^{me} J. WEURLERSE, MM. A. LENOIR et C. GASPARD.

1. — MÉTHODE D'ÉCHANTILLONNAGE

Pour effectuer l'étude qualitative des peuplements, nous avons employé la méthode des prélèvements directs qui consiste à prospecter tous les sites de nidification possibles : sous les cailloux, dans le sol, sur le sol, dans les fentes des rochers, dans la végétation. Cette méthode présente l'avantage de pouvoir capturer, en plus des ouvrières, des sexués et éventuellement du couvain, ce qui est souvent nécessaire

pour la détermination des espèces. Elle a été employée par le nombreux auteurs : TALBOT, 1934, in GASPARD, 1971; NELMES, 1938, in GASPARD; MAYASHIDA, 1960; DELYE, 1961-1964, in GASPARD, 1971; PETAL, 1961, in GASPARD, 1971; SOULIE, 1962; GASPARD, 1964-1966, in GASPARD, 1971; GREGG, 1964; FRANCOEUR, 1965-1966, in GASPARD, 1971; BEIQUE et al., 1966; CAGNANT, 1966, in GASPARD, 1971; LEVIEUX, 1967 et 1969. En ce qui concerne les relevés quantitatifs, le mode de vie social des fourmis oblige à utiliser des techniques particulières, que l'on doit choisir en fonction du biotope, du mode de nidification des espèces, du but recherché et des moyens disponibles. Nous avons testé plusieurs méthodes et choisi celle de BERNARD (1958) qui consiste à recenser des nids jusqu'à un nombre pré-établi et qui permet d'établir le pourcentage d'abondance de chaque espèce. Nous avons effectué ces relevés sur des quadrats de surface comme pour deux des quatre stations étudiées.

2. — RÉSULTATS

Nous avons recensé 18 espèces (tabl. 1) qui proviennent toutes d'un courant faunistique d'origine froide, boréo-alpine ou angarienne. *Solenopsis fugax* et *Myrmica sabuleti* ont été trouvées par A. CANARD à Baulon-la-Briantais (communication personnelle).

Nous pouvons remarquer une assez grande similitude avec le peuplement des landes du Dorset étudiées par BRIAN; deux espèces n'ont pas été trouvées : *Losins flavus* et *Strongylognathus testaceus* (qui est un parasite de *Tetramorium*, et qui a pu échapper à nos prospections). Par contre, nous remarquons la présence de quatre espèces du genre *Formica* et des *Leptothorax* que BRIAN ne signale pas.

Afin de mettre en évidence les espèces dominantes, nous avons étudié plus particulièrement quatre stations à Fréhel (Planche 1).

Deux d'entre elles sont situées en lande xérophile basse de bordure de mer, caractérisée par *Ulex gali* et *Erica cinerea*, l'une d'orientation Ouest - Sud-

TABLEAU I
Liste faunistique

	Cap Fréhel (22)	Monts d'Arrée (29)	Buttes de Tiot Paimpont (35)	Le Briantais Boulain (35)	Wareham, Dorset England M.V. Brun, 1964
<i>Formicinae</i>					
<i>Lasius alienus</i> (FORSTER, 1850)	+		+		+
<i>Lasius niger</i> (LINNÉ, 1758)	+	+			+
<i>Formica sanguinea</i> (LATREILLE, 1783)	+				+
<i>Formica fusca</i> (LINNÉ, 1758)	+	+			+
<i>Formica cunicularia</i> (LATREILLE, 1798)	+			+	+
<i>Formica rufibarbis</i> (FABRICIUS, 1794)	+				
<i>Formica rufa</i> (LATREILLE, 1758)	+				
<i>Formica nigricans/protensis</i> (EMERY, 1908)	+				
<i>Formica transcaucasica</i> (NASONOV, 1889)	+	+			+
<i>Myrmicinae</i>					
<i>Myrmica ruginodis</i> (NYLONDER, 1846)	+	+			+
<i>Myrmica scabrinodis</i> (NYLONDER, 1860)	+	+			+
<i>Myrmica sabuliti</i> (MEINERT, 1860)	+	+		+	+
<i>Tetramorium caespitum</i> (LATREILLE, 1758)	+		+	+	+
<i>Anergates atratulus</i> (SCHENCK, 1852)	+				+
<i>Leptothorax unifasciatus</i> (LATREILLE, 1738)	+				
<i>Leptothorax</i> sp.	+			+	
<i>Solenopsis fugax</i> (LATREILLE, 1798)				+	
<i>Dolichoderinae</i>					
<i>Tapinoma erraticum</i> (LATREILLE, 1798)	+	+	+	+	+

Ouest (I) et l'autre Est - Sud-Est (I bis). La végétation présente une structure particulière, en coussinets : les touffes d'ajoncs et de bruyère sont séparées par des aires de sol nu, parsemées de cailloux. La grande majorité des nids (98 %) est située sous les cailloux. Le fait que les Fourmis terricoles établissent leurs nids préférentiellement sous les pierres a été remarqué par de nombreux auteurs : en plus de son rôle d'abri, la pierre est un accumulateur de chaleur et préserve le sol de l'évaporation.

En Station I, cinq espèces sont présentes :

<i>Lasius alienus</i>	: 76 %
<i>Tetramorium caespitum</i>	: 20 %
<i>Formica sanguinea</i>	: 2 %

Myrmica scabrinodis : 1 %

Tapinoma erraticum : 1 %

Il faut noter que la densité des nids est nettement plus grande dans la partie inférieure du quadrat qui présente un fort pourcentage de sol nu et de cailloux. Le pourcentage d'occupation des pierres est de 55 %.

En Station I bis, autre faciès xérophile, six espèces sont présentes :

<i>Lasius alienus</i>	: 40 %
<i>Tetramorium caespitum</i>	: 52 %
<i>Formica sanguinea</i>	: 2 %
<i>Formica rufibarbis</i>	: 2 %
<i>Formica cunicularia</i>	: 2 %
<i>Tapinoma erraticum</i>	: 2 %

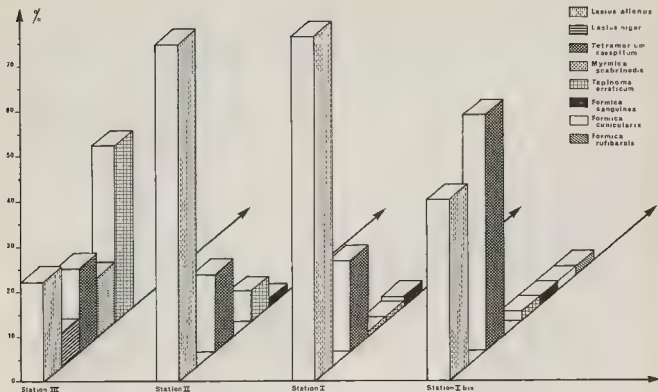


PLANCHE 1. — Pourcentages relatifs des espèces présentes sur les quatre stations étudiées.

Ces résultats correspondent à ceux de BRIAN *et al.* (1966), qui remarquent que les femelles fécondées de *Lasius alienus* s'établissent plutôt dans les lieux orientés vers l'Ouest et *Tetramorium caespitum* vers l'Est.

La Station II est une lande mésophile, caractérisée par *Ulex gallii* et *Erica ciliaris*. Contrairement au type précédent, les touffes de végétation sont rarement individualisées. Quatre espèces sont présentes :

<i>Lasius alienus</i>	: 74 %
<i>Tetramorium caespitum</i>	: 17 %
<i>Tapinoma erraticum</i>	: 7 %
<i>Formica sanguinea</i>	: 2 %

Le pourcentage d'occupation est de 33 %.

Le peuplement de cette station est pratiquement

identique à celui de la station xérophile au point de vue des pourcentages relatifs des espèces.

De plus, nous pouvons donner une estimation de la densité des nids, puisque nos recensements ont été faits sur des surfaces connues. En station xérophile, on trouve 11 nids pour 100 m² (densité des pierres = 20/100 m², % d'occupation = 55 %), alors qu'en station mésophile on trouve 1,5 nid pour 100 m² (densité des pierres = 5/100 m², % d'occupation = 33 %). Ceci peut s'expliquer par le fait qu'un nombre élevé de pierres favorise la multiplication des nids (CAGNIANT, 1973).

La Station III est une lande méso-hygrophile, caractérisée par *Ulex gallii*, *Erica ciliaris* et *Erica tetralix*. C'est une mosaïque de bombements entièrement recouverts de végétation, alternant avec des cuvettes complètement ou partiellement dénudées,

qui peuvent être gorgées d'eau l'hiver et devenir très sèches en été.

Cinq espèces sont présentes :

<i>Lasius alienus</i>	: 22 %
<i>Lasius niger</i>	: 7 %
<i>Tetramorium caespitum</i>	: 18 %
<i>Myrmica scabrinodis</i>	: 13 %
<i>Tapinoma erraticum</i>	: 40 %

Notons l'absence du genre *Formica*, la dominance de *Tapinoma erraticum*, qui habite fréquemment les terrains inondables selon BERNARD (1968), l'apparition de *Lasius niger* (BRIAN le signale en Grande-Bretagne dans les zones similaires à *Erica tetralix*) et l'augmentation de *Myrmica scabrinodis*.

La composition qualitative du peuplement myrmécologique de la lande de Fréhel correspond à ce que nous pouvions déduire des données fragmentaires fournies par la biogéographie.

Les fourmis trouvées sont soit des espèces ubiquistes rencontrées indifféremment dans des biotopes secs ou humides, soit des espèces qui, dans les autres régions où elles ont été étudiées, fréquentent des lieux chauds et ensoleillés caractérisés par leur pauvreté, tels que landes à bruyère ou terrains sablonneux.

Si l'on compare les résultats obtenus à ceux fournis par les travaux de BRIAN sur les landes du Sud de l'Angleterre, on observe une grande similitude au niveau des pourcentages relatifs de certaines espèces dans les divers types de landes. Tel est le cas par exemple de *Lasius alienus* et de *Tetramorium caespitum*.

Ces deux espèces, abondantes au Cap Fréhel, sont caractéristiques également des landes du Dorset (BRIAN, 1964) et dans des proportions analogues : 75 % de *Lasius* et 20 % de *Tetramorium caespitum*, si l'on excepte le fait que, dans ses pourcentages, *Lasius niger* représente le tiers environ du genre *Lasius*.

Ces résultats sont également confirmés par les travaux de GASPARD (1971), en Famenne, sur les associations interspécifiques caractéristiques de cer-

tains faciès. Par la méthode de l'analyse factorielle il a mis en évidence le groupe primaire *caespitum-alienus* dans la catégorie des espèces rupestres. Il semble donc que ces deux espèces ont les mêmes exigences microclimatiques.

Bien représentées à Fréhel sur les trois types de landes, elles sont cependant dominantes en lande xérophile et mésophile. Cela correspond à leur répartition dans le Dorset où elles occupent des lieux secs et chauds caractérisés par la présence de sol nu et d'*Erica cinerea*, et l'importance d'*Ulex nanus*, qui héberge des populations d'Aphidiens et de nombreux Insectes susceptibles d'être exploités par les Fourmis.

BRIAN (1964) a établi des coefficients entre 12 variables qui caractérisent l'habitat, la végétation, les espèces animales et nos observations correspondent aux siennes :

— *Lasius alienus* préfère les sols plutôt secs, chauds avec un recouvrement moindre de végétation (50 %) que *Tetramorium caespitum*;

— *Tetramorium caespitum* préfère les zones sèches, chaudes, avec un recouvrement de la végétation de 62 %, et une dominance d'*Erica cinerea*.

L'évolution annuelle des caractéristiques microclimatiques et édaphiques de la lande méso-hygrophile (températures élevées et humidité du sol pouvant devenir très faibles durant l'été) fait que ce milieu peut convenir malgré tout à *Lasius alienus* et *Tetramorium caespitum*. Il est cependant moins favorable que les faciès xérophile et mésophile.

Par contre, quelques particularités apparaissent au niveau des autres espèces, ce qui confère une certaine originalité au peuplement myrmécologique de la lande du Cap Fréhel.

Le genre *Formica*, comprenant sept espèces à Fréhel ne représente qu'une très faible part du peuplement. Les nids sont peu nombreux sauf en ce qui concerne *Formica sanguinea*. La lande est pourtant l'un des biotopes habituels de ces espèces, exception faite de *Formica rufa*, espèce typiquement forestière.

L'importance de *Formica sanguinea* n'apparaît pas dans les résultats des relevés quantitatifs. Mais d'au-

tres prospections nous ont révélé l'existence d'au moins une vingtaine de colonies, établies la plupart du temps sur des talus caillouteux ou des zones d'affleurements rocheux, ce qui correspond à l'habitat le plus courant de cette espèce.

Les *Myrmica* sont peu représentées à Fréhel, tant en ce qui concerne le nombre des espèces (deux) que le nombre des nids. Par contre, dans les landes à Molinie du Parc d'Armorique, ces deux espèces semblent beaucoup plus abondantes. La plus grande densité a été observée sous un épais tapis de mousse dans une ardoisière désaffectée. Leur répartition en Bretagne paraît correspondre à leur répartition en Angleterre où elles occupent toujours des endroits humides. En effet, le caractère plus ou moins xérophile de l'ardoisière est annihilé par la hauteur des précipitations annuelles au Parc d'Armorique, double de celle enregistrée au Cap Fréhel (ce qui se manifeste par l'abondance de la strate muscinale).

Lasius niger est rare à Fréhel, même en lande méso-hygrophile, jugée *a priori* favorable à son établissement. En effet, d'après BRIAN (1964) cette espèce est caractéristique des dépressions humides entre les crêtes, dans le Dorset, où elle représente plus de 20 % du peuplement. Cette différence est peut-être due au fait que cette zone, à Fréhel, s'assèche en été.

Par contre, près d'une tourbière (humide toute l'année), quatre nids de *Lasius niger* sont regroupés sur une surface restreinte.

Cette espèce semble nettement plus fréquente sur les landes du Parc d'Armorique, caractérisées par la présence de *Molinia coerulea* (alors que *Lasius alienus* y est peu répandue), ce qui confirmerait la relation établie par BRIAN (1964), entre la présence de *Lasius niger* et celle de *Molinia coerulea*.

Tapinoma erraticum préférant habituellement les lieux secs et chauds, on peut s'étonner de ne la trouver bien représentée qu'en lande méso-hygrophile. Si son abondance dans cette station peut se comprendre du fait des conditions estivales particulières, sa quasi-disparition en lande xérophile est

difficilement explicable (GASPAR, 1973, communication personnelle). Les différences granulométriques observées entre les stations pourraient peut-être expliquer en partie la répartition de cette espèce, trouvée fréquemment sur des sols sableux.

Comme nous l'avons vu, les Fourmis sont liées à certaines caractéristiques d'un biotope. Cela implique donc le choix d'un habitat favorable, choix qui ne peut être fait, chez la plupart des Formicidés, que par la femelle fondatrice.

Par la suite, le maintien et l'extension de la colonie dépendront de l'adaptation physiologique et comportementale des individus et de la compétition intra- et interspécifique.

Le choix de l'habitat est effectué par la femelle fécondée après le vol nuptial. Malheureusement, on connaît encore peu de choses sur ce comportement et sur les mécanismes de guidage. Il est probable cependant que les reines de Formicidés comme la plupart des Hyménoptères ont la possibilité de détecter finement leur environnement optimal (BRIAN, 1964, et BRIAN *et al.*, 1966). PONTIN (1960) a montré que les reines de *Lasius* préfèrent le sol nu. La haute température détectée sous forme de radiations de chaleur semble être le facteur le plus probable influençant la sélection.

Les reines de *Lasius alienus*, *Lasius niger* et *Tetramorium caespitum* recherchent les mêmes conditions microclimatiques : environ 25 °C et une certaine humidité. La différence dans leurs habitats proviendrait essentiellement du décalage de leurs époques d'essaimage.

Le vol nuptial de *Lasius niger* s'effectuant en août, elles ne trouvent ces conditions favorables que dans les endroits humides et même ombragés. La sécheresse qui règne souvent à Fréhel durant l'été (périodes d'aridité en juillet et août 1972 et 1973) rendrait cette lande impropre à l'implantation de *Lasius niger*.

Les vols nuptiaux de *Tetramorium caespitum* et *Lasius alienus* ont lieu respectivement en juin et septembre, c'est-à-dire dans des conditions climatiques à peu près semblables. A Fréhel, les femelles de ces

deux espèces pourront trouver, même en lande sèche, des conditions favorables. Les résultats obtenus montrent que *Tetramorium* s'établit indifféremment dans les différents types de lande, qui présentent des conditions analogues au moment de l'essaimage. La dominance de *Tetramorium* en lande xérophile d'orientation Est-Sud-Est semble confirmer l'hypothèse de BRIAN *et al.* (1966) selon laquelle les femelles fécondées de *Lasius alienus* s'établiraient plutôt dans les lieux orientés vers l'Ouest et *Tetramorium caespitum* vers l'Est.

Par la suite, certaines adaptations physiologiques et comportementales permettront aux Fourmis de se maintenir dans un habitat, même si les conditions deviennent défavorables. Très importante est la résistance à la dessiccation liée à l'imperméabilité du tegument, variable suivant les espèces. *Tetramorium caespitum*, qui supporte bien une forte insolation, pourra garder un niveau élevé d'activité de récolte en surface, même en lande sèche. Par contre, *Lasius alienus*, moins bien adapté physiologiquement, ne pourra échapper à la dessiccation qu'en employant des galeries souterraines pour accéder à la nourriture. Le sol tamponne, en effet, les variations thermiques. *Lasius niger*, également sensible à l'ensoleillement n'a pas d'activité hypogée importante, ce qui pourrait empêcher sa réussite dans des biotopes chauds et secs.

Lorsque la sécheresse est particulièrement accentuée (dans les régions méditerranéennes par exemple), les Fourmis peuvent s'enfoncer jusqu'à 40 ou 50 cm dans le sol, ce qui leur assure une humidité suffisante.

Dans un même biotope, les différences entre les pourcentages relatifs des différentes espèces peuvent s'expliquer en outre par des phénomènes de compétition liés à l'habileté à combattre. Celle-ci intègre à la fois l'agressivité individuelle et le degré d'organisation de groupe (recrutement, attaque groupée) et décroît dans l'ordre suivant : *Tetramorium caespitum*, *Lasius niger*, *Lasius alienus* (BRIAN *et al.*, 1966; WILSON, 1965) parle d'exclusion compétitive entre *Lasius niger* et *Lasius alienus*.

La compétition la plus importante prend place lors de la colonisation initiale d'un milieu (après un feu par exemple). Les colonies, une fois établies, ne changent pratiquement pas au cours des années. *Lasius alienus*, de par son mode de prospection souterrain et sa capacité de se nourrir aux dépens de la faune du sol, résiste bien après un feu (BRIAN *et al.*, 1965). Une grande densité de nids est trouvée à Fréhel sur une portion de lande incendiée en 1969.

**

Nous avons pu constater précédemment les analogies et les différences que présente le peuplement myrmécologique de Fréhel avec celui des landes anglaises, décrit par BRIAN *et al.* La comparaison est d'autant plus intéressante que les travaux de ces chercheurs ont principalement porté sur les landes du Sud (Dorset) implantées sur des sols minéraux et non sur des sols organiques comme dans le reste de l'Angleterre.

Malgré les différences observées entre les stations étudiées, nous ne pouvons pas mettre en évidence, sur la lande de Fréhel, une zonation nette des espèces. La répartition de ces espèces permet de penser que le Cap Fréhel est, dans son ensemble, une zone relativement sèche (structure du sol, recouvrement faible de la végétation) et chaude (sol nu, affleurements rocheux, végétation rase), avec une humidité atmosphérique élevée.

De plus, ces Fourmis, ne se trouvant pas en Bretagne à la limite nord de leur aire de dispersion, ont la possibilité d'occuper des habitats variés.

Les incendies de landes peuvent modifier la composition du peuplement myrmécologique en détruisant la végétation et les nids de Fourmis épigées et faiblement endogées, et en favorisant par conséquent des espèces telles que *Lasius alienus* ou *Tetramorium caespitum*.

Données sur l'impact des Fourmis.

Les Fourmis modifient les caractéristiques physiques du sol. A Fréhel, des coupes dans le sol ont

permis de montrer que les galeries de *Lasius alienus* s'étendent environ sur une distance de 1 mètre autour des chambres situées sous le caillou central, et jusqu'à 30 cm de profondeur. Il y a, de plus, un remaniement incessant du réseau de galeries. Elles peuvent donc jouer un rôle non négligeable dans l'aération du sol, pouvant compenser en partie l'absence presque totale d'Oligochètes dans ce milieu.

Nous avons recueilli quelques données sur la consommation de nourriture.

— *Tetramorium caespitum* consomme des graines, principalement d'*Erica cinerea* et d'*Ulex gallii*. Elle exploite les exsudats de Fougères (BRIAN *et al.*, 1965). A Fréhel, elle exploite un *Coccidae*: *Melioscoccus minutus* et un Aphidien vivant sur *Ulex gallii*: *Aphis ulices*.

— Pour *Formica sanguinea*, nous avons réalisé 3 journées continues d'observation en 1973, début août. Les Fourmis entrant et sortant du nid ont été comptées et les proies ramenées au nid ont été prélevées et pesées (voir tableau ci-dessous) :

Nid	Poids frais	Poids sec	Nombre de proies	% de fourmis ramenant une proie
1	0,95 g	0,46 g	197	5,4 %
2	1,27 g	0,43 g	243	4,7 %
3	3,1 g	1,60 g	489	2,7 %

En 12 heures, les Fourmis ramènent au nid entre 200 et 500 proies, ce qui correspond à 1 à 3 g de poids frais et 0,5 à 1,6 g de poids sec. Le pourcentage de Fourmis ramenant une proie varie de 3 % à 5,5 % (Planche 2, Planche 3).

Les Fourmis sont des prédateurs opportunistes : dans nos relevés, les Aranéides et les Lépidoptères représentent une part importante des proies, les Diptères et les Hyménoptères sont importants pour 2 nids, les Hétéroptères et les Coléoptères étant à peu près constants.

Par pesée, nous avons mis en évidence qu'une fourmi ramène 2 mg par jour de mielait, c'est-à-dire 1/5 de son propre poids.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude a permis de mettre en évidence la présence de 18 espèces de Fourmis dans les landes armoricaines, les unes ubiquistes, les autres plus liées à certains types d'habitat. Cette faible diversité spécifique peut être due en partie à la position relativement septentrionale de la région étudiée. Cependant, on ne peut généraliser à l'ensemble de la Bretagne les résultats obtenus sur une zone aussi restreinte et aussi particulière. La connaissance et la caractérisation de la faune myrmécologique bretonne nécessiteraient l'étude de biotopes plus diversifiés tels que landes de différents types, prairies, forêts.

Le travail réalisé a montré qu'il n'existait pas de zonation nette des espèces en fonction des unités phytosociologiques de la lande. La situation de la Bretagne par rapport aux limites de l'aire de dispersion de ces espèces et la relative uniformité des conditions climatiques sur la lande de Fréhel au moment des essaimages peuvent expliquer en partie cette apparente indifférence aux facteurs externes. En outre, leur mode de vie social leur permettant de tamponner partiellement les variations du milieu extérieur, les Fourmis seront strictement moins dépendantes des caractéristiques d'un habitat que d'autres Insectes.

Bien que nous n'ayons abordé que de façon succincte le problème de leur impact sur la lande, nous pouvons souligner leur importance dans l'aération du sol. Par le forage des nids et les remaniements incessants du réseau de galeries, certaines espèces de Fourmis peuvent compenser l'absence presque totale d'Oligochètes dans les sols du Cap Fréhel.

De plus, les Fourmis, prédateurs numériquement dominants, représentent un maillon important de la chaîne alimentaire. Leur grande adaptabilité aux conditions trophiques de l'habitat leur permet de consommer en majorité les espèces abondantes sur la lande à un moment donné; elles participent ainsi de façon notable à l'écrêtement des populations d'Arthropodes phytophages ou autres, dont la pullulation menacerait l'équilibre de l'écosystème.

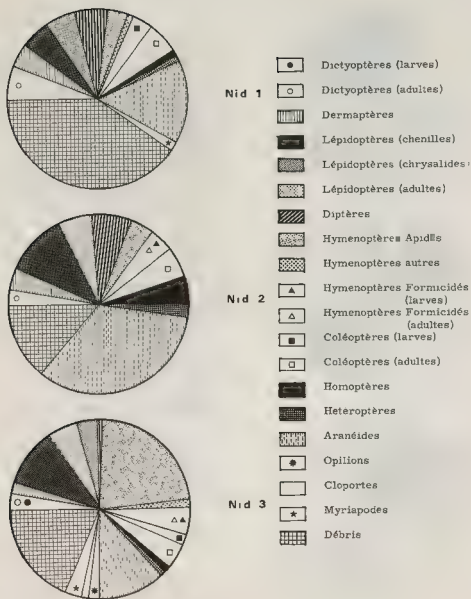


PLANCHE 2. — Valeurs relatives des différentes proies rapportées (en poids sec).

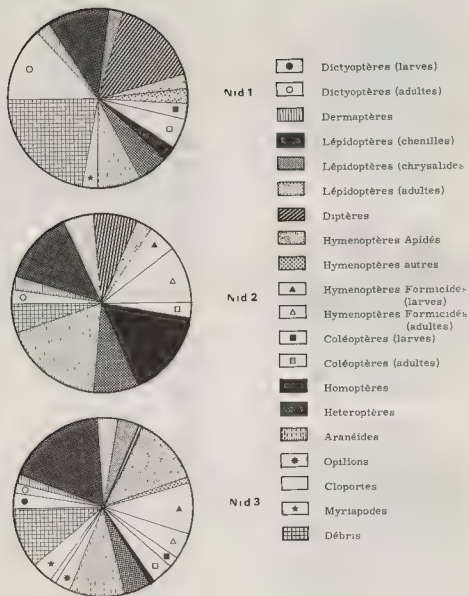


PLANCHE 3. — Valeurs relatives des différentes proies rapportées (en nombre).

BIBLIOGRAPHIE

- BARRETT (K.E.J.), 1967. — Cité par LENOIR, 1971.
- BARRETT (K.E.J.), 1968. — Ants in Western France. *The Entomologist*, **101** : 153-155.
- BEIQUE (E.) et FRANCOER (A.), 1968. — Les Fourmis de la pessière à *Cladonia*. Etude quantitative d'une pessière naturelle. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **5**, 3 : 523-531.
- BERNARD (F.), 1958. — Résultats de la concurrence naturelle chez les Fourmis terricoles de France et d'Afrique du Nord : évaluation numérique des sociétés dominantes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, **49**, 7-8 : 302-356.
- BERNARD (F.), 1968. — Les Fourmis (*Hymenoptera Formicidae*) d'Europe occidentale et septentrionale. *Masson Ed.*, **3**, 411 p.
- BONDROIT (J.), 1918. — Les Fourmis de France et de Belgique. *Ann. Soc. ent. Fr.*, **87**.
- BRIAN (M.V. et A.D.), 1951. — Insolation and ant population in the West of Scotland. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, **102**, 6 : 303-330.
- BRIAN (M.V.), 1952. — The structure of a dense natural ant population. *J. Anim. Ecol.*, **21** : 12-24.
- BRIAN (M.V.), 1964. — Ant distribution in a southern English heath. *J. Anim. Ecol.*, **33** : 451-461.
- BRIAN (M.V.), HIBBLE (J.) et STRADLING (D.J.), 1965. — Ant pattern and density in a southern English heath. *J. Anim. Ecol.*, **34** : 545-555.
- BRIAN (M.V.), HIBBLE (J.) et KELLY (A.F.), 1966. — The dispersion of ant species in a southern English heath. *J. Anim. Ecol.*, **35** : 281-290.
- BRIAN (M.V.), 1967. — Production by social insects. *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Ed. K. Petruszewicz — Warszawa — Krakow : 835-839.
- BRIAN (M.V.), ELMES (G.) et KELLY (A.F.), 1967. — Populations of the ant *Tetramorium caespitum* Latr. *J. Anim. Ecol.*, **36** : 337-342.
- BRIAN (M.V.), 1970. — Measuring population and energy flow in ants and termites. *Methods of study in soil ecology*. Ed. J. Phillipson — Paris : 231-234.
- BRIAN (M.V.), 1972. — Population turn-over in wild colonies of the ant *Myrmica*. *Ecol. Pol.*, **20**, 5 : 43-53.
- CAGNIANT (H.), 1973. — Les peuplements de Fourmis des forêts algériennes. Ecologie, biocénétique, essai biologique. Thèse, Université de Toulouse, n° 524.
- CAGNIANT (H.), 1968. — Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des Fourmis du Sahara. Thèse, Université de Marseille.
- GASPAR (C.), 1965. — Notes sur l'écologie et l'éthologie des espèces du genre *Lasius* (*Hymenoptera, Formicidae*). *Ins. soc.*, **12**, 3 : 219-229.
- GASPAR (C.), 1966. — Etude myrmécologique des tourbières dans les Hautes Fagnes en Belgique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **3**, 2 : 301-312.
- GASPAR (C.), 1967. — Sur les pistes et les mœurs de *Lasius fuliginosus* Latr. (*Hymenoptera, Formicidae*). *Ins. soc.*, **16**, 2 : 183-190.
- GASPAR (C.), 1971. — Les Fourmis de la Famenne. II. — Une étude zoosociologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **8**, 4 : 553-607.
- GASPAR (C.), 1972. — Les Fourmis de la Famenne. III. — Une étude écologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **9**, 1 : 99-125.
- GASPAR (C.), 1972. — Action des Fourmis du genre *Lasius* dans l'écosystème prairie. *Ecol. Pol.*, **20**, 15 : 145-152.
- HAYASHIDA (K.), 1960. — Studies on the ecological distribution of ants in Sapporo and its vicinity. *Ins. soc.*, **7**, 1 : 125-162.
- LENOIR (A.), 1971. — Les Fourmis de Touraine; leur intérêt biogéographique. *Cahiers des Naturalistes, Bull. N. P.*, n. s. **27** : 21-30.
- LEVIEUX (J.), 1967. — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : données préliminaires sur le peuplement en fourmis terricoles. *La Terre et la vie*, **3** : 278-296.
- LEVIEUX (J.), 1969. — L'échantillonnage des peuplements de fourmis terricoles. *Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux en milieux terrestres* — Ed. Masson et C^{ie} : 289-290.
- PETAL (J.), 1972. — Methods of investigating the productivity of ants. *Ecol. Pol.*, **20**, 2 : 9-22.
- PETAL (J.), ANDRZEJEWSKA (L.), BREYMEYER (A.) et OLECHOWICZ (E.), 1971. — Productivity investigation of two types of meadows in the Vistule Valley — X. — The role of ants as predators in a habitat. *Ecol. Pol.*, **19**, 16 : 213-222.
- PONTIN (A.J.), 1960. — Field experiments on colony foundation by *Lasius niger* L. and *Flavus* F. (HYM. FORMICIDAE). *Insectes sociaux*, **7** : 227-230.
- SOULIÉ (J.), 1962. — La fondation et le développement des colonies chez quelques espèces de Fourmis du genre *Crematogaster* Lund. *Insectes sociaux*, **9** : 181-195.
- WILSON (E.O.), 1965. — A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bull. Museum Comp. Zool. Harvard Coll.*, **113**, 1 : 200 p.

ANALYSE COMPARÉE DE LA DYNAMIQUE DE LA RESTAURATION DU PEUPLEMENT D'ORTHOPTÈRES ET DU PEUPLEMENT VÉGÉTAL DANS UNE ZONE BRULÉE DE LANDE

par A. GUEGUEN, J.C. LEFEUVRE,
F. FORGEARD, J. TOUFFET

RÉSUMÉ

Dans le but de suivre les variations densitaires d'un peuplement d'Orthoptères en lande, un transect permanent a été mis en place en 1972 le long d'un versant d'une butte appartenant au Massif de Paimpont. La zonation des Orthoptères comparée à la répartition des associations végétales laisse supposer que la teneur en eau du sol et de l'air et leur variation spatio-temporelle, la structure de la végétation et l'inféodation de quelques espèces à des plantes peuvent rendre compte de la distribution spatiale de ces insectes.

Un incendie ayant détruit la végétation en 1976, la recolonisation par les plantes et les Orthoptères a été suivie simultanément depuis cette date. Les fluctuations densitaires de ces derniers rendent compte de la plus ou moins bonne cicatrisation du milieu ainsi que des étapes de sa restauration.

La répartition spatiale des Orthoptères a été étudiée à une vaste échelle en France par les nombreux auteurs qui se sont intéressés aux massifs montagneux. Parmi ces travaux, nous pouvons citer ceux de DREUX (1962, 1972) dans les Alpes, de MARTY (1969) dans les Pyrénées, de PROUTEAU (1974) dans le Jura, de LUQUET (1978), de LUQUET et du MERLE (1978) dans le massif du Ventoux, de VOISIN (1979) dans le Massif Central.

SUMMARY

In order to investigate density fluctuations in an Orthoptera community in a heathland of Brittany, a permanent transect was set up along the slope of a small hill in the Paimpont range. The spatial distribution of Orthoptera with the distribution of plant associations could indicate that soil and atmospheric humidity rates, their variation in space and time as well as the plant cover structure and the dependence of certain insect species on specific plants may account for the spatial distribution of these insects.

Following a fire which destroyed the vegetation cover in 1976, recolonisation by plants and Orthoptera has been monitored simultaneously since that year. Density fluctuations in the Orthoptera populations are an expression of the more or less successful healing up of the environment as well as of the stages of its rehabilitation.

Dans tous ces cas, les Orthoptères, et notamment les Acridiens ont été considérés comme d'excellents indicateurs d'altitude et de macroclimat, ce dernier étant caractérisé, la plupart du temps, par deux paramètres, température et humidité.

Pour LUQUET et du MERLE (1978), l'étagement de la végétation, déterminé fondamentalement par les variations du régime des températures, créées par l'altitude, permet de délimiter indirectement la gamme

des climats thermiques occupés par chaque espèce d'Acridien et par chaque type de peuplement orthoptérologique. Elle permet également de définir l'optimum climatique de nombreuses espèces, de préciser les exigences écologiques de la trentaine d'espèces d'Acridiens qui peuplent le Ventoux.

Ces auteurs remarquent que, si le régime des températures joue un rôle fondamental dans la distribution des espèces et des types de peuplement, ce qui se traduit par une zonation altitudinale, le degré d'aridité du milieu se révèle un facteur limitant presque aussi important.

L'existence, au sein d'un massif se caractérisant par sa xéricité générale, de secteurs tantôt étendus, tantôt très restreints bénéficiant, à des degrés variés, de conditions plus humides que la normale, entraîne des différences marquées portant sur la composition de la faune et sur l'abondance de certains de ses représentants entre versants Nord et Sud.

Par ailleurs, de tels phénomènes entraînent certaines anomalies, en particulier la disjonction altitudinale des aires d'espèces à la fois eurythermes et relativement exigeantes en humidité.

De telles anomalies sont fréquentes dans les Alpes et leur mise en évidence, depuis 1975, dans le massif du Briançonnais ainsi que dans le Parc National des Ecrins (LE DUCHAT D'AUBIGNY, GUEGUEN, LEFEUVRE, en prép.) n'ont fait que renforcer dans l'idée émise dès 1972 (GUEGUEN, 1976) que les Orthoptères pouvaient être utilisés pour révéler des variations climatiques beaucoup plus fines que celles mentionnées par les auteurs ayant analysé les peuplements orthoptérologiques à l'échelle des massifs montagneux.

Reprenant des travaux déjà anciens, dont ceux de GRASSE (1929) qui avait montré, dans des milieux à topographie moins marquée, l'importance du degré hygrométrique sur la distribution des Orthoptères, nous avons pu mettre en évidence sur des espaces aussi restreints que les zones rivulaires d'étangs, landes, de flancs de vallée, petits talwegs montagnards, que les espèces d'Acridiens et de Tettigonidés présentent une distribution zonée pouvant être mise en relation, non seulement avec des variations de

conditions microclimatiques et édaphiques, mais également avec la structure de la végétation (GUEGUEN, 1976); GUEGUEN, FORGEARD, LEFEUVRE, 1977; LE DUCHAT D'AUBIGNY, GUEGUEN, LEFEUVRE, en prép.).

Un tel phénomène n'a pu être mis en évidence que grâce à l'utilisation de la technique du transect préconisée par PARKER (1951-1954, in CORRE, 1970) et couramment utilisée par les botanistes (DUVIGNEAUD, 1953; LONG, 1957-1958, CORRE, 1970) lorsqu'il s'agit d'étudier une zonation et une succession spatiale de communautés de plantes (GLOAGUEN, TOUFFET, 1974; CLÉMENT, 1978). Cette méthode s'est révélée parfaitement adaptée à l'étude des peuplements orthoptérologiques en milieu hétérogène à zonations successives. Il est toutefois essentiel de noter que, si l'on veut faire jouer aux Orthoptères le rôle d'intégrateurs biologiques, les notions de présence-absence et d'association spécifique doivent être confortées par des estimations de densités (effectuées à l'aide d'un biocénomètre particulier dit « cadre à Orthoptères » capturant sur 3 m² de surface). L'analyse conjointe de la végétation caractérisée par des données purement floristiques mais aussi d'ordre structural (hauteur, densité, stratification) et de la densité des Orthoptères le long d'un transect permet d'identifier des groupes écologiques que GOUNOT (1969) définit « comme la plus petite unité synécologique concevable qui présente des caractères structuraux, floristiques et écologiques précis ».

La lande se prête admirablement à une telle analyse. En effet, CORILLON (1971) et GEHU (1975) synthétisant les travaux de différents auteurs, dont ceux de DES ABBAYES, avaient défini plusieurs types de landes en se référant à des plantes considérées comme espèces indicatrices, notamment de conditions hydriques et édaphiques :

- la lande sèche à *Erica cinerea*,
- la lande mésophile à *Erica ciliaris* et *Agrostis setacea*,
- la lande humide à *Erica tetralix* et *Molinia caerulea*.

Par la suite, les travaux de GLOAGUEN et TOUFFET sur les landes du Cap Fréhel (1974), de CLÉMENT,

FORGEARD, GLOAGUEN et TOUFFET sur les landes de Lanvaux, de CLÉMENT, GLOAGUEN et TOUFFET (1974 a et b) et de CLÉMENT (1978) ont montré que chaque type de lande est également caractérisé par des associations végétales dont les dominantes varient en fonction du sol et du microclimat.

Dès le début de nos investigations (1972), la butte de Tiot, formée de schistes rouges cambriens, orientée Nord-Sud et qui accuse un dénivelé de près de 50 m sur une longueur de 230 m, nous est apparue comme une station intéressante pour étudier conjointement, en lande, végétation et répartition des Orthoptères. Elle présentait en effet, à cause de sa topographie, une zonation végétale très marquée sur un espace restreint (FORGEARD, 1973, 1977). Si cette séquence de lande était amputée des séries hygrophiles, elles comprenait néanmoins neuf unités de végétation, lesquelles, associées aux variations densitaires des 14 espèces d'Orthoptères recensées sur cet espace restreint, permettaient de rendre compte d'un gradient de conditions hygrométriques marquant tous les degrés d'un véritable continuum ou d'une caténa entre des conditions extrêmes allant d'une xérophilie stricte à la mésophilie (GUEGUEN, FORGEARD, LEFEUVRE, 1977).

Cette situation privilégiée nous a incités à transformer cette station en zone test pour tenter à long terme de rendre compte des fluctuations de population des Orthoptères. Ce phénomène qui a été fréquemment étudié chez les Lépidoptères (CLAVREUL, 1979) est encore trop peu abordé chez les autres groupes d'Insectes et notamment en France.

Lors de la sécheresse catastrophique de 1976 un incendie a ravagé cette lande, créant pour le groupe G.E.L.A. une situation expérimentale intéressante permettant de suivre les étapes successives de la restauration d'un milieu « dégradé » dans le cadre des études entreprises sur les zones pionnières. Les résultats exposés dans cette note reprenant ceux que nous avons antérieurement présentés (GUEGUEN, FORGEARD, LEFEUVRE, 1977) portent sur un suivi de 8 ans et permettent de comparer, à travers l'analyse de peuplements végétaux et orthoptérologiques, l'impact d'un incendie et les étapes de la restauration ou

de la réinstallation des zones pionnières et de la lande après un brûlis sévère.

RÉSULTATS

DÉFINITION DES UNITÉS DE VÉGÉTATION AVANT ET APRÈS L'INCENDIE DE 1976.

Les neuf unités de végétation définies avant 1976 comprenaient :

- 1) les groupements pionniers muscino-lichéniques,
- 2) les groupements pionniers à *Sedum anglicum*,
- 3) la pelouse ouverte,
- 4) la pelouse fermée ou lande pionnière,
- 5) la lande sèche,
- 6) la lande mésophile moyenne,
- 7) la lande mésophile à Fougère et Molinie,
- 8) la lande mésophile à Ajoncs,
- 9) la lande mésophile évoluée.

Leur répartition spatiale est mise en évidence par la figure 1 et les caractéristiques de ces unités de végétation et du sol qui les supporte sont résumées dans le tableau 1

Les cinq premières sont xérophiles, les quatre suivantes sont mésophiles. Les unités 1 et 2 sont rattachées aux groupements saxicoles; les unités 3 et 4 aux pelouses, l'unité 5 correspond à une lande sèche. La schistosité marquée du substratum et les fractures perpendiculaires qui le parcourent provoquant des variations importantes de l'épaisseur du sol, fait que ces groupements forment une mosaïque assez complexe alors que les unités mésophiles 6 et 9 ont un agencement moins morcelé. En première analyse les facteurs écologiques les plus discriminants le long de cette séquence sont la profondeur et l'humidité du sol, ce qui confirme l'importance que leur prêtent les auteurs précédemment cités (CORILLON, 1971; GEHU, 1975).

La recolonisation végétale des landes et des pelouses a été suivie depuis les incendies de juillet 1976

TABLEAU 1
Caractères distinctifs des unités de végétation

Unités de végétation	Caractéristiques de la végétation				Position topographique	Caractéristiques du sol				
	Principales espèces	Hauteur	Nombre de strates	Densité		Profondeur	Texture	Hydro-morphologie	pH de surface	Types de sol
1. groupements pionniers muscicolichéniques	divers Mousses et Lichens	< 5 cm	1		affleurements rocheux	0	schistes	0	4,8-5	roche mère
2. groupement pionnier à <i>Sedum</i>	<i>Sedum anglicum</i> Mousses-Graminées	< 5 cm	2		replas sur rochers fissurés	3 cm	organique	0	—	ranker
3. pelouse ouverte	<i>Agrostis vulgaris</i> <i>Festuca trachyphylla</i> Annuelles	5 cm	2	faible	aureole au tour des rochers	3-10 cm	sablo-limoneuse	0	4,5	sol brun acide peu évolué
4. pelouse lande	<i>Agrostis setacea</i> <i>Erica cinerea</i> <i>Ulex europaeus</i>	5-20	3	faible	autour des rochers-pentes exposées	20 cm	sablo-limoneuse	0	4,5	sol brun acide peu évolué
5. lande sèche	<i>Ulex europaeus</i> <i>Erica cinerea</i>	50-200 cm	2-3	forte	plateau-bas de pente	50-80	limoneuse	0	4,3	sol brun ocreux
6. lande mésophile à Ajoncs	<i>Erica ciliaris</i> <i>Ulex minor</i>	50-80	2-(3)	forte	dépression bas de pente	70-100	limoneuse	+	4,3	sol à pseudogley
7. lande mésophile à Molinie et Fougère	<i>Molinia caerulea</i> <i>Pteridium aquilinum</i>	80-150 cm	2-3	moyenne	dépressions	80 cm	limono-argileuse	+	4	sol à pseudogley
8. lande mésophile à Ajoncs	<i>Ulex europaeus</i> <i>Ulex minor</i> <i>Erica ciliaris</i>	80-100 cm	3-(4)	très forte	plateau-bas de pente	100 cm	limoneuse	0	4,3	sol brun ocreux
9. lande mésophile évoluée	<i>Erica ciliaris</i> <i>Ulex minor</i> <i>Rubus fruticosus</i>	80-150 cm	3	forte	bas de pente	80-100	limoneuse	+		sol à pseudogley

dans quatre stations du massif de Paimpont par FORGEARD et TOUFFET (à paraître). Cette analyse comparée montre la grande variabilité des modalités de restauration. Cela s'explique par la nature de la végétation avant incendie, la survie des semences préexistantes, les possibilités de recolonisation à partir des groupements voisins, les caractéristiques du milieu et celles de l'incendie lui-même.

En ce qui concerne la séquence des Buttes de Tiot, elle est caractérisée en 1980 par 8 unités de

végétation présentant parfois des différences notables de répartition par rapport aux neuf unités décrites avant 1976 (fig. 7 a) :

1) Les groupements pionniers muscino-lichéniques.

Etablis directement sur la roche-mère, ces groupements sont assez variés mais leur ressemblance structurale nous a fait les regrouper dans la même

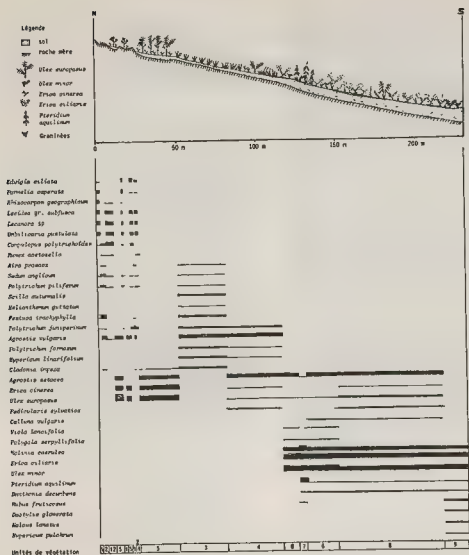


FIG. 1. — Transect de végétation. Butte de Tiot.

unité de végétation. Nous pouvons néanmoins distinguer :

— les groupements des rochers qui n'ont pas été atteints par le feu (de 0 à 1,5 m et de 3 à 3,8 m). Riches en espèces (une dizaine environ), ils présentent un recouvrement important (de 60 à 90 %),

— les groupements installés sur les zones incendiées (entre 44,7 m et 45,3 m, par exemple). Ils ne sont composés actuellement que de quelques espèces

et sont caractérisés par un faible taux de recouvrement.

2) Les groupements pionniers à *Sedum anglicum*.

Ces formations ouvertes se développent sur un ranker d'environ 5 cm d'épaisseur. Elles se répartissent en micromosaïque autour des affleurements rocheux. Du point de vue floristique, il faut souligner

que l'espèce dominante, la plante crassuléscente *Sedum anglicum*, est toujours accompagnée par les mêmes Graminées qu'avant l'incendie : *Agrostis tenuis*, *Festuca trachyphylla*, *Aira praecox* et *Agrostis setacea*. Les Mousses, telles que *Campylopus polytrichoides* et *Polytrichum piliferum* sont abondantes. Les Lichens sont peu représentés, cependant de jeunes thalles de *Cladonia* commencent à se développer.

3) La pelouse ouverte.

Ce groupement se trouve sur des sols peu profonds (5 à 10 cm) et occupe actuellement des surfaces assez grandes. Il peut s'interpénétrer avec le groupement précédent pour former, parfois, une véritable mosaïque.

Le recouvrement de la végétation varie de 20 à 70 % mais reste le plus souvent inférieur à 50 %. La hauteur de la végétation dépasse rarement 5 à 10 cm. Les strates muscinales et herbacées sont co-dominantes; la strate chamaephytique n'est représentée pour l'instant que par des germinations et de jeunes plants d'*Erica cinerea*. Cette formation présente une certaine hétérogénéité structurale due à la dominance de telle ou telle espèce (comme par exemple entre 53,6 m et 77,9 m), mais sa composition floristique reste à peu près constante (entre 10 et 18 espèces).

4) La pelouse fermée à *Agrostis setacea*.

Elle se développe sur un sol de 15 à 20 cm d'épaisseur. La végétation qui présente une hauteur de 10 à 20 cm peut atteindre un recouvrement total de 90 à 100 %. La strate herbacée participe pour l'essentiel à ce recouvrement (80 à 100 %), mais la strate muscinale, toujours présente, peut être assez importante (recouvrement de 10 à 40 %). La strate chamaephytique témoigne de l'évolution de cette pelouse vers la lande. Elle présente généralement un recouvrement de 10 % mais peut atteindre 40 % dans les stades les plus évolués de cette pelouse (par exemple entre 23,0 et 24,6 m). Le nombre

d'espèces est du même ordre de grandeur que celui de la pelouse ouverte (11 à 19) et la plupart sont communes aux deux groupements. Seules les conditions pédologiques et mésologiques leur confèrent une structure différente.

5) La lande sèche.

Elle est supportée par un sol de profondeur encore relativement faible (de 10 à 35 cm). On peut, depuis l'incendie, distinguer deux types de landes sèches : la première (5 a) correspond à un groupement végétal bas de 15 à 40 cm de hauteur dominé parfois par *Ulex europaeus* pouvant atteindre 70 cm. Le recouvrement total est de 100 %. Le nombre d'espèces varie de 5 à 9. Les espèces codominantes sont *Erica cinerea* et *Ulex europaeus*, mais elles sont encore accompagnées par des espèces de la pelouse, notamment des Graminées.

Le deuxième type de lande sèche (5 b) est plus haut (100 à 120 cm). Son évolution vers le fourré préforestier est limité par la profondeur du sol. Le nombre d'espèces est sensiblement plus faible, les espèces de pelouse ont disparu.

6) Le fourré à *Ulex*.

Ce groupement qui atteint 150 cm de haut sur un sol beaucoup plus profond que le précédent (90 cm) est pauvre en espèces (5). Il est dominé exclusivement par *Ulex europaeus*.

7) La *Ptéridaie*.

Cette formation qui peut atteindre 150 cm de haut est installée sur un sol de bas de pente relativement profond (110 cm). C'est un groupement à évolution préforestière très marqué avec des espèces telles que *Rubus fruticosus*, *Teucrium scorodonia* et même des espèces arbustives comme *Prunus communis* et même *Betula pubescens*.

8) *La lande mésophile.*

De structure très dense et régulière, cette lande a une hauteur de 70 cm sur un sol de 110 cm de profondeur. Elle est caractérisée par *Erica ciliaris*, *Ulex nanus* et la Graminée *Molinia coerulea*.

Une analyse comparée de la végétation avant et après incendie met en évidence les faits suivants :

— De 0 à 35 m, on retrouve la même mosaïque de groupement muscino-lichénique et de groupement à *Sedum anglicum*. La seule différence notable se situe au niveau des rochers, ceux qui ont été touchés par le feu n'étant toujours pas recolonisés 4 ans après.

— De 35 à 100 m, la pelouse s'est réinstallée, mais elle est plus morcelée et la proportion de pelouse ouverte est plus importante. On y retrouve même des zones occupées par le groupement à *Sedum*. Dès la première année suivant l'incendie, le nombre d'espèces apparaissant dès le début de la période végétative est relativement élevé. Il correspond à un peu plus de la moitié des espèces présentes avant la catastrophe (au sens écologique du terme) et varie peu au cours de l'année ainsi que le montrent les chiffres suivants :

Nombre d'espèces avant incendie		Nombre d'espèces aux dates suivantes				
		22 mars	27 mai	5 juil.	15 sept.	4 nov.
21	n	14	16	15	16	16
	r	3	4	4	6	6

(n = nombre total d'espèces recensées et r = nombre d'espèces participant au moins pour 80 % de la contribution spécifique globale).

Cette restauration rapide indique que le feu n'a pas détruit la plupart des graines, ce qui montre que l'incendie a été moins intense que sur le plateau de Trécesson qui lui fait face (FORGEARD et TOUFFET, 1979).

La pelouse ouverte présente actuellement un peu plus d'espèces naturelles qu'auparavant et dans le tapis muscinal, les *Polytrichs* sont plus abondants.

Le lichen, *Cladonia impexa*, qui marquait physionomiquement ce milieu est maintenant une espèce négligeable.

La pelouse fermée à *Agrostis setacea*, est nettement moins étendue qu'elle ne l'était :

— de 100 à 200 m, les changements sont plus importants encore. En effet, cette zone qui était occupée par différents faciès de la lande mésophile appartient désormais essentiellement à la lande sèche (de 100 à 160 m). Elle est formée d'*Ulex europaeus* qui n'apparaissent que ça et là avant l'incendie. Enfin, la zone à Fougères, qui était très réduite, a pris maintenant une importance considérable.

ANALYSE DE LA RÉPARTITION ZONÉE DES ORTHOPTÈRES AVANT ET APRÈS L'INCENDIE — VARIATIONS DENSITAIRES.

Nous avons montré, avant l'incendie, au cours des années 1972, 1973 et 1974 (GUEGUEN, FORGEARD, LEFEUVRE, 1977) que trois causes principales peuvent être évoquées pour rendre compte de la répartition zonée des 14 espèces d'Orthoptères recensées (l'espèce *Leptophyes punctatissima* est présente certaines années en trop faible nombre pour être prise en compte dans nos évaluations densitaires) (fig. 4 et 5). Ce sont dans l'ordre : la teneur en eau du sol et de l'air, la structure de la végétation, l'inféodation à une plante.

La mise en évidence d'une zonation établie selon un gradient allant de la xérophilie à la mésophilie révèle la sujétion de la plupart des espèces au facteur hydrique (variation spatiale et temporelle du degré hygrométrique aérien et de la teneur en eau du sol).

L'espèce la plus xérophile, *Oedipoda coerulescens* se limite à la tête du rocher, *Myrmetotettix maculatus* étant surtout présent sur les groupements pionniers à *Sedum* et sur la pelouse ouverte, tandis que *Stenobothrus stigmaticus*, plus abondant sur la pelouse fermée à *Agrostis setacea* disparaît dès que les conditions deviennent mésophiles.

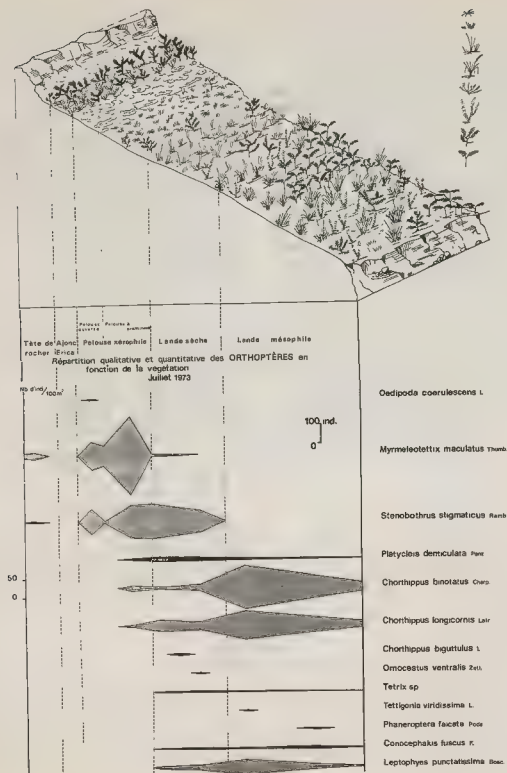


FIG. 3. — Diagramme montrant la répartition zonée des orthoptères à Tiot en 1973 en fonction de la végétation.

Des espèces comme *Chorthippus parallelus* (*longicornis*), *Ephippiger ephippiger*, *Tetrix* sp., *Tettigonia viridissima*, *Conocephalus fuscus* sont des espèces caractéristiques de la lande mésophile (tableau 2).

Le recensement démographique effectué au moment où l'essentiel des populations de la majorité des espèces est adulte fait apparaître des « noyaux » de densité élevés constituant les véritables marqueurs de la zonation et permettant de définir avec exactitude les paramètres les plus importants caractérisant l'habitat optimal des espèces rencontrées (fig. 4 et 5).

Si l'on considère les paramètres internes du peuplement orthoptérologique et en particulier l'indice de diversité de ($= S/\log N$, $S = \text{nb. d'espèces}$, $N = \text{nb. d'individus}$) ainsi que les rapports Ensifères

res/Caelifères, on remarque une différence marquée entre les zones xérophiles et les zones mésophiles. Ainsi, en lande sèche, où la densité maximale est de 3 ind./m², l'indice de diversité est faible et oscille entre 0,4 et 0,9. Le pourcentage d'Ensifères ne dépasse pas 2 %. Par contre, en lande mésophile où nous avons noté, avant l'incendie, une densité maximale de 1,5 ind./m², l'indice de diversité est plus élevé : il atteint 2, tandis que le pourcentage d'Ensifères s'élève à 17-19 % du peuplement orthoptérologique.

Il est important de noter que la reproductibilité des résultats obtenus d'une année sur l'autre confère à la méthode de recensement mise au point une fiabilité certaine.

TABLEAU 2

Unités de végétation	Unités xérophiles						Unités mésophiles		
	Tête de rocher		Lande sèche	Pelouse ouverte à <i>Agrostis vulgaris</i> et <i>Festuca trachyphylla</i>		Pelouse fermée ou lande pionnière à <i>Agrostis setacea</i>	Lande mésophile		
	Groupe- ments pionniers	Pelouse ouverte							
	1-2	3	4	3			5	6-8-9	
Nombre de prélèvements	N = 5	N = 5		a N = 10	b N = 9	c N = 8	N = 20	a N = 10	b N = 13
Espèces									
<i>Oedipoda coerulescens</i>	24	6		0	3	0	0	0	0
<i>Mymecotettix maculatus</i>	96	18		129	177	269	7	3	0
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	30	272		25	44	66	140	0	0
<i>Platycleis denticulata</i>		36	7	0	3	4	4	13	7
<i>Chorthippus binotatus</i>			7				4	102	104
<i>C. longicornis</i>							2	16	15
<i>C. biguttulus</i>				3	22	0	0	0	0
<i>Omocestus ventralis</i>							14	3	2
<i>Phaneroptera falcata</i>							1	3	0
<i>Ephippiger ephippiger</i>							1	12	2
<i>Tetrix</i> sp.							8	3	2
<i>Tettigonia viridissima</i>								3	0
<i>Conocephalus fuscus</i>									16
Coefficient de diversité	0,8	0,6		0,5	0,9	0,4	1,7	2	1,4
de larves le 15 août	9	24	0	9	2	18	12	18	7
Ensifères	11	0	50	0	1	2	4	19	17

Nombre d'individus pour 100 m²

— nombre de prélèvements = 80

Une analyse plus détaillée de la répartition des trois espèces les plus xérophiles permet également de mettre en évidence l'importance de la structure de la végétation. Ainsi, en 1972, on a pu noter que les zones d'affleurements rocheux recouverts de végétation rase (groupements pionniers 1 et 2) étaient peuplées essentiellement de *Myrmeleotettix* (67 %), d'*Oedipoda coerulescens* (19 %), l'espèce la moins abondante étant *Stenobothrus stigmaticus* (14 %).

Par contre, les zones de végétation plus haute de pelouse ouverte à *Agrostis vulgaris* sont peuplées à 80 % de *Stenobothrus* alors que *Myrmeleotettix* y est peu représenté (6 %).

Enfin, signalons que certaines espèces sont étroitement inféodées à certaines plantes. C'est le cas de *Platycleis denticulata* et de *Chorthippus binotatus* qui calquent leur répartition sur celle des *Ulex*.

Les espèces les mieux représentées, en 1972, atteignent des densités globales de 1,5 ind./m² pour *Chorthippus binotatus*, 2 ind./m² pour *Myrmeleotettix maculatus* et dépassent 3 ind./m² pour *Stenobothrus stigmaticus*.

Ces valeurs sont relativement élevées par rapport à toutes les autres landes que nous avons inventoriées. Des relevés effectués systématiquement chaque année, pendant 4 ans avant l'incendie, montrent une

variation densitaire globale importante pour les 3 espèces de référence (fig. 6).

Un tel phénomène a été également constaté par RIEGERT et WARLEY (1973), sans que l'on puisse toujours en déterminer les causes, celles-ci pouvant être d'ordre climatique (variation pouvant s'exercer de façon cyclique ou accidentellement et jouant à des périodes sensibles du cycle de développement), ou liées à l'évolution de la structure de la végétation (sans négliger, malgré toutes les précautions prises, les perturbations qui peuvent être entraînées sur le plan démographique par la seule présence de nombreux écologistes, phénomène trop souvent passé sous silence !).

Le suivi du repeuplement orthoptérologique après le feu a été réalisé en conservant les mêmes méthodes de prélèvement et d'échantillonnage le long du même transect (tabl. 3, 4 et 5).

L'année de l'incendie, 1976, tout le couvert végétal ayant disparu en juillet, nous n'avons décelé la présence d'aucune espèce.

L'année suivante, en 1977, 6 espèces étaient à nouveau présentes, mais leur densité globale moyenne était notablement plus faible puisqu'elle était de 93 individus/100 m², contre 482 en 1972 et 441 en 1974. L'espèce dominante du peuplement, *Myrme-*

TABLEAU 3

Répartition quantitative des orthoptères le long du transect de la Butte de Tiot en septembre 1977

	Zone pionnière		Landes sèche à <i>Agrostis setacea</i>		Landes mésophile			
Nb. de prélèvements	N = 10	100 m ²	N = 6	100 m ²	N = 4	100 m ²	N = 4	100 m ²
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	A 10 L 3 T 13	33 10 43						
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	-	-	T = 1	6				
<i>Chorthippus binotatus</i>	-	-			-	-	1	8
<i>Chorthippus parallelus</i>					-	-	-	1
<i>Conocephalus fuscus</i>					2	17	2	17
<i>Ephippiger ephippiger</i>					-	-	-	-

TABLEAU 4

Répartition quantitative des orthoptères le long du Transect de la Butte de Tiot en août 1978

	Zone pionnière	Lande sèche à Agrostis setacea	0 - 10 m	10 - 30 m	Lande mésophile 30 - 60 m	60 - 70 m	70 - 80 m
Nbre. de prélèvements	N = 14 100 m ²	N = 13 100 m ²	N = 5 100 m ²	N = 4 100 m ²	N = 6 100 m ²	N = 4 100 m ²	N = 4 100 m ²
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	♀ T 28 [68] ♂ L T	2 5 2 5 1 3 5 [13]					
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	♀ T 11 [26] ♂ L T	15 38 15 38 9 23 39 [99]					
<i>Dedipoda coerulescens</i>	T 2 [5]						
<i>Chorthippus biguttulus</i>	T 1 [2]	6 [16]					
<i>Platycleis denticulata</i>	T 1 [2]	4 [10]				1 [8]	
<i>Chorthippus longicornis</i>	♂ ♀ L T	2 [5]	5 33 7 47 3 20 15 [100]	3 25 2 17 3 25 8 [67]	3 17 2 11 5 [28]	3 25 1 8 4 [33]	
<i>Chorthippus binotatus</i>	♂ ♀ L T	2 2 [5]	3 20 2 13 6 40 11 [73]	3 25 3 25 6 [50]	2 11 2 11 5 28 9 [50]	9 75 3 25 4 33 16 [133]	8 67 9 75 7 58 24 [200]
<i>Omotescus ventralis</i>		1 [3]					
<i>Platycleis tessellata</i>		3 [8]					
<i>Conocephalus fuscus</i>	♂ ♀ L T		1 7 1 7 5 33 7 [47]	3 25 1 8 4 [33]	1 6 3 17 4 [23]		1 8 2 16 3 [24]
<i>Ephippiger</i>			+ +				
<i>Phaneroptera</i>				1 8	3 8	1 8	1 8
<i>Leptophyes</i>			1 7				
<i>Ometescus</i>				1 8			

leotettix maculatus, qui représentait respectivement 38 % et 45 % du peuplement en 1972 et 1974 reste prépondérante (45 %).

En 1978, soit deux ans après l'incendie, on peut considérer la restauration du peuplement comme accomplie puisque les 13 espèces qui caractérisaient

TABLEAU 5

Répartition quantitative des orthoptères le long du Transect de la Butte de Tiot en août 1979

Unités de Végétation	Tête du rocher			Formation pionnière	Landes sèches	Landes mésophiles à <i>Ulex moineux</i>				
Nbre. de prélèvements	N = 4 100 m ²	N = 4 100 m ²	N = 4 100 m ²	N = 15 100 m ²	N = 9 100 m ²	N = 3 100 m ²	N = 3 100 m ²	N = 3 100 m ²	N = 3 100 m ²	N = 2 100 m ²
Distance transect	Sommet	Pied de tête de rocher								
<i>Myrmel- oretide musculatus</i>	A 16 133 L 16 133 T 16 133		9 75	30 66						
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	A 13 108 L 13 108 T 13 108	7 58 1 8	12 100 1 8	3 6	36 133 9 33					
<i>Chorthippus biguttatus</i>	A 1 8 L 1 8 T 1 8		2 17				1 11 1 11	1 11 1 11	1 11 1 11	1 17 1 17
<i>Chorthippus rupestris</i>	A 5 42 L 5 42 T 5 42		6 50							
<i>Chorthippus parallelus</i>	A L T				3 11 3 11	5 36 3 33	1 11 1 11			
<i>Chorthippus bimaculatus</i>	A 1 8 L 3 25 T 4 33	8 67 3 25	6 50		2 8 1 3	3 33 3 33	11 122 2 22	3 33 2 22	8 89 3 33	4 67 1 17
<i>Chorthippus brunneus</i>	A 2 17 L 2 17 T 2 17				3 11 3 11	6 66	13 144 5 55		11 122	5 83
<i>Chorthippus indeterminatus</i>	A 4 33 L 4 33 T 4 33	1 8 1 8	1 8		1 3 1 3		1 11 1 11			
<i>Oreozesum ventralis</i>	A L T		1 8 1 8					2 22 2 22	8 89 1 11	9 100
<i>Platycleis denticulata</i>	A 2 17 L 2 17 T 2 17		2 17		1 3 1 3	1 11 1 11				
<i>Phaneroptera</i>	A L T					2 22 3 33 5 55	3 33 3 33	1 11 1 11		
<i>Conoccephalus fuscus</i>	A L T				3 11 2 8 5 19	13 144 5 55 18 200	1 11 1 11	1 11 1 11	3 33 1 11 4 44	1 17 1 17
<i>Leptophyes</i>	A L T						1 11 1 11	4 44 4 44		
<i>Ephialtes</i>	A L T						1 11 2 22 3 33		1 11 1 11	1 17 1 17

cette zone avant l'incendie sont à nouveau présentes. Toutefois, l'analyse quantitative permet de nuancer cette affirmation. En effet, la densité moyenne reste,

avec 379 ind./100 m², plus faible qu'avant l'incendie. La structure du peuplement, quant à elle, subit des changements notables puisque l'espèce dominante,

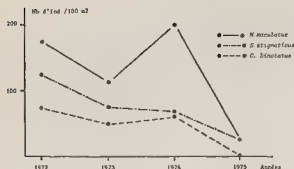


FIG. 4. — Evolution de la densité des 3 principales espèces d'Orthoptères ed la Butte de Tiot au cours des quatre années d'étude.

Myrmeleotettix maculatus, ne représente plus que 18 % du peuplement. Deux espèces sont codominantes. Il s'agit de *Stenobothrus stigmaticus* (26 %) et *Chorthippus binotatus* (26 %). Une espèce, *Chorthippus parallelus*, peu représentée jusqu'alors (3 à 4 %), constitue cette année-là, 11 % du peuplement.

En 1979, on peut considérer que le palier de restauration densitaire global est atteint puisque l'on ne dépasse pas les densités trouvées avant l'incendie avec 504 ind./m². *Stenobothrus stigmaticus* devient l'espèce dominante du peuplement (33 %) alors que l'importance de *Myrmeleotettix maculatus* ne cesse de décroître (13 %). Un rééquilibrage s'effectue en ce qui concerne *Chorthippus binotatus* et *Chorthippus parallelus* qui retrouvent sensiblement la place qu'elles occupaient dans le peuplement global avant 1976, avec 29 et 4 % (fig. 7 b).

La présence des espèces dominantes du peuplement d'Orthoptères, dès la première année après l'incendie, n'est pas sans présenter une analogie avec les étapes de la restauration végétale. Nous avons vu plus haut que la colonisation rapide, notamment de la zone de pelouse, ne pouvait s'expliquer que par le maintien, soit de semences, soit d'organes végétatifs n'ayant pas souffert lors de l'incendie dont on peut dire qu'il ne pouvait être très intense.

En ce qui concerne les espèces dominantes d'Acridiens, nous sommes obligés d'avancer l'hypothèse de

la bonne conservation de certaines oothèques ou de certains œufs n'ayant pas éclos l'année de l'incendie et pouvant fournir l'année suivante des individus pionniers permettant la recolonisation rapide du milieu.

Cette hypothèse, qui est en cours de vérification actuellement au laboratoire (LE BOUVIER, 1980) apparaît plausible si l'on admet que la levée de la diapause embryonnaire nécessite simultanément, soit une augmentation de température, soit une température élevée et une humidification du substrat. Toutefois, il faut alors envisager des survies embryonnaires de plus d'un an, ce qui reste à démontrer.

Les espèces mineures du peuplement n'atteignent le taux de représentation qu'elles avaient auparavant dans le peuplement qu'au cours de la troisième année. Dans leur cas, et c'est particulièrement vrai pour les Ensifères qui pendent dans les végétaux, on peut estimer qu'il y a eu recolonisation à partir des zones adjacentes non touchées par le feu. Cette recolonisation est plus lente pour deux raisons :

- possibilité limitée de déplacement de certaines espèces,
- restauration de la qualité de l'environnement végétal.

Des changements biocénétiques importants interviennent dans le peuplement orthoptérologique entre la deuxième et la troisième année d'observation. Ils sont particulièrement intéressants car ils traduisent les problèmes rencontrés par la recolonisation végétale dans certaines zones qui ont subi une perte de potentialité du fait de l'incendie et du lessivage qui a pu se produire à l'automne 1976 sur ces hauts de pente. La baisse progressive des densités de *Myrmeleotettix maculatus* rend bien compte de ce phénomène. Au contraire, l'accroissement important de *Stenobothrus stigmaticus* qui devient en 1979 l'espèce dominante du peuplement orthoptérologique, paraît directement influencé par l'extension et la « bonne santé » (des études de biomasse et de productivité poursuivies parallèlement permettent de le dire) des pelouses fermées à *Agrostis setacea*.

En lande mésophile, les deux espèces caractéristiques, *C. parallelus* et surtout *C. binotatus*, tradui-

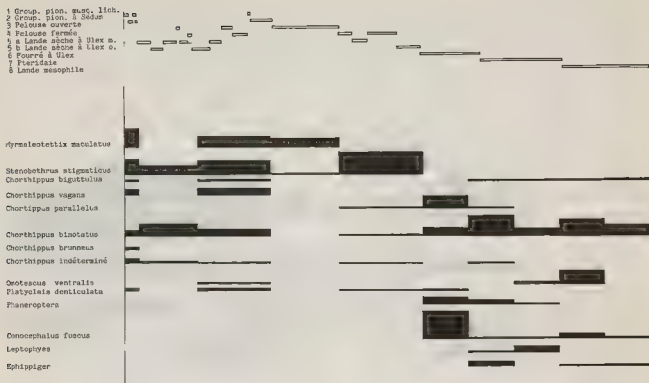


FIG 4a et 4b. — Transect de la Butte de Tiot en 1979. Structure de la végétation, répartition des principales espèces végétales (4a) et des 14 espèces d'orthoptères (4b) qui caractérisent cette lande. 1, 2, 3, 4, 5, 5 bis, 7, 8 groupements végétaux (cf. le texte).

BIBLIOGRAPHIE

- ABBAYES (H. des), CLAUSTRES (G.), CORILLON (R.) et DUPONT (P.), 1971. — Flore et végétation du Massif Armoricain. Flore vasculaire. *P.U.B.*, Saint-Brieuc, 1226 p.
- CLAYREUL (D.), 1979. — Approche des phénomènes de gradations cycliques et aperiodiques chez les Lépidoptères. Quelques idées récentes au sujet de leur déterminisme. *A.E.A. d'Eco-éthologie*. Fac. Sciences, Rennes.
- CLÉMENT (B.), 1978. — Contribution à l'étude phytosociologique des Monts d'Arrée : organisation et cartographie des biocénoses. Evolution et productivité des Landes. *Thèse 3^e cycle*, Université de Rennes, 260 p.
- CLÉMENT (B.), GLOAGUEN (J.C.), TOUFFET (J.), 1974 a et b. — Aperçu sur les principaux groupements végétaux des landes des Monts d'Arrée. *Bull. Soc. Scient. Bretagne*, 49, 53-62.
- CLÉMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1977. — Les pelouses xérophiles autour de quelques affleurements schisteux en Bretagne intérieure. *C.R. Colloques internationaux de phytosociologie*, Lille, VI, 177-189.
- CLÉMENT (B.), FORGEARD (F.), TOUFFET (J.), 1981. — L'importance de la végétation muscinale dans les premiers stades de recolonisation des landes après incendie. Colloque sur l'écologie des landes. Rennes.
- CORILLON (R.), 1971. — Notice détaillée des feuilles armoricaines. Phytogéographie et végétation du Massif armoricain. *C.N.R.S.*, Carte de la végétation de la France au 1/200 000. Paris, 1 vol., 197 p.
- CORRE (J.J.), 1970. — La méthode des transects dans l'étude de la végétation littorale. *Bull. Acad. et Soc. Iorranes des Sciences*, 9, 59-79.

- DREUX (P.), 1962. — Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes françaises. Thèse doctorat d'Etat, Univ. de Paris. Ed. Masson.
- DREUX (P.), 1972. — Recherches de terrain en autoécologie des Orthoptères. *Acrida*, 1, n° 4, 305-330.
- DUVIGNEAUD (P.), 1953. — Les savannes du Bas Congo. Essai de phytosociotopographie. *Lejeunia*, X, 1-192.
- FORGEARD (F.), 1973. — La végétation des landes de Paimpont. D.E.A. Univ. de Rennes., 127 p.
- FORGEARD (F.), 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. Thèse 3^e cycle, Université de Rennes, 220 p.
- FORGEARD (F.) et TOUFFET (J.), 1979. — Les premières phases de recolonisation végétale après incendie dans les pelouses et les landes de la région de Paimpont. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 126, 4, 473-485.
- GÉHU (J.M.), 1960. — Les incendies de « Bruyères ». *Bull. Soc. bot. Nord France*, 13, 63-76.
- GÉHU (J.M.) et GÉHU-FRANCK (J.), 1960. — L'évolution du sol et de la végétation, après incendie, dans une lande bretonne. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, 46, 42-77.
- GÉHU (J.M.), 1975. — Essai pour un système de classification phytosociologique de landes atlantiques planitaires françaises. Cramer J. Vaduz, 1 vol., Colloque phytosociologique. II. — La végétation des landes d'Europe occidentale. Lille, 361-378.
- GLOAGUEN (J.C.), TOUFFET (J.), 1974. — La végétation des landes du Cap Fréhel. Etude orientée le long de quelques transects. *Bot. Rhedo.*, A, 13, 57-75.
- GOUNOT (M.), 1969. — Méthode d'étude quantitative de la végétation. Masson, Paris, 1 vol., 314 p.
- GRASSE (P.P.), 1929. — Etudes écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères français. *Bull. biol.*, 4, 489-538.
- GUEGUEN (A.), 1976. — Recherches écologiques sur les Orthoptères des zones d'inculture de basse altitude. Cas particulier de *Chrysocraon dispar* (germ.). Thèse III^e Cycle, Univ. de Rennes. 176 p., 33 p. d'annexes, 11 p. bibliographie
- GUEGUEN (A.) FORGEARD (F.) et LEFEUVRE (J.C.), 1977. — Répartition d'un peuplement orthoptérologique en fonction des unités de végétation dans une séquence de lande. *Botanica Rhedonica*, Série A, n° 15, 19-27.
- LE BOUVIER (M.), 1980. — Contribution à l'étude de la dynamique de population de *Myrmeleotettix maculatus* (Orth. Acrididae). Importance de la phase édaphique et de la diversité stadiale. Mém. D.E.A. Univ. de Rennes
- LONG (G.), 1957. — La 3 step-méthode. Description, domaines et possibilités d'utilisation pour l'observation permanente de la végétation. *Bull. Serv. Carte Phytogéo.*, Série B, 2, 35-43.
- LONG (G.), POISSONET (P.), POISSONET (J.), GODRON (M.) et DAGET (P.), 1970. — Méthodes d'analyse par points de la végétation prairiale dense. Comparaison avec d'autres méthodes. *C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier*, doc. n° 55, 32 p.
- LUQUET (G. Chr.), 1978. — Ecologie des Acridens du Mont Ventoux. Thèse 3^e Cycle, Université Pierre et Marie Curie.
- LONG (G.), 1958. — Description d'une méthode linéaire pour l'étude de la végétation. *Bull. Serv. Carte Phytogéo.*, Série B, 3, 107-127.
- LUQUET (G. Chr.) et du MERLE (P.), 1978. — Les peuplements de fourmis et les peuplements d'acridiens du Mont Ventoux. III. — Les peuplements d'Acridiens. *Terre et Vie*, Suppl. 1978, 219-279.
- MARTY (R.), 1969. — Ecologie et biocénétique des Orthoptères des Pyrénées. *Vie et Milieu*, 20, 65-69.
- POISSONET (P.), 1968. — Recherches sur les lois générales d'équilibre dans la composition floristique des formations herbacées denses. Premiers résultats et hypothèses. *C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier*, doc. n° 51, 17 p.
- POISSONET (P.) et POISSONET (J.), 1969. — Etude comparée de diverses méthodes d'analyse de la végétation des formations herbacées denses et permanentes. Conséquences pour les applications agronomiques. *C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier*, doc. n° 50, 119 p.
- PROUTEAU (Cl.), 1974. — Investigations écologiques sur les Orthoptères caelières dans le Jura septentrional. Thèse III^e Cycle. Univ. de Besançon, 1-113.
- RIEGERT et VARLEY, 1973. — Technical Reports, No. 16, I.B.P., 134 pp. Population dynamics and biomass production of grasshoppers.
- RIVIÈRE (A.), 1979. — Détermination, stock et répartition au sol, viabilité des semences de quelques pelouses et landes bretonnes. Mémoire de D.E.A., Rennes, 48 p.
- VOISIN (J.F.), 1979. — Autoécologie et biogéographie des Orthoptères du Massif Central. Thèse. Université Pierre et Marie Curie, Paris-VI.

POSSIBILITÉS D'ÉLEVAGE DE MOUTONS DE RACE RUSTIQUE DANS LES LANDES DES MONTS D'ARRÉE

I. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

par J.C. LEFEUVRE (1)

RÉSUMÉ

La présente étude fait partie d'un ensemble de recherches effectuées par le G.E.L.A. (2) et portant sur la structure, le fonctionnement et les potentialités d'utilisation des écosystèmes landes en Bretagne. Elle est destinée à montrer qu'il existe d'autres alternatives que le boisement en conifères pour utiliser ces zones déshéritées. Elle peut s'intégrer dans un plan de relance ovine de la région centrale du Finistère, les Monts d'Arrée, zone caractérisée par une étendue importante de terres incultes, recouverte par des formations végétales du type lande. Vers 1900, cette région était en partie exploitée à des fins pastorales mais depuis, en fonction de l'évolution des techniques agricoles, elle a subi un abandon progressif et sa végétation a évolué rapidement et d'une façon non contrôlée vers un stade à Ajonc d'Europe (*Ulex europaeus* L.) dominant, formant des zones impénétrables. La seule utilisation, depuis une dizaine d'années, est la coupe de litière qui se pratique selon des cycles de 3 à 9 ans en fonction de la qualité de la végétation. De plus, cette lande subit régulièrement des

incendies importants qui s'étendent sur plusieurs milliers d'hectares chaque année.

À l'heure actuelle, la région des Monts d'Arrée, bien que très différente de ce qu'elle devait être au début du siècle, paraît susceptible d'être exploitée, à nouveau, dans un système pastoral, en équilibre avec l'évolution de la végétation (RODDE, 1974).

La race ovine existant vers le début du siècle a disparu, notamment par suite de nombreux croisements. Le problème posé était donc de trouver une race suffisamment résistante pour être capable de s'adapter aux conditions difficiles du climat de la région et à la nature de la végétation. En effet, les landes âgées utilisables sont caractérisées par les formations arbustives ligneuses dominantes et une biomasse graminéenne relativement réduite. Ces conditions trophiques particulières exigent que la souche retenue possédât des caractères de rusticité, c'est-à-dire, entre autres, l'aptitude à la consommation d'une végétation composite, hétérogène (ce qui différencie les races rustiques des races améliorées spécialisées dans l'ingestion des graminées) et ce pendant toute l'année.

SUMMARY

This study is part of a more extensive research programme carried out by the Research Group on Armorican heathlands (G.E.L.A.), and investigating the structure, functioning and utilization potential of heathland ecosystems in Brittany. Its purpose is to show that there are alternatives to the afforestation with coniferous species for the development of such areas. This research

may be considered as part of a grazing development plan for Central Finistère — the Arrée hills — in which vast surfaces of unused lands are covered by heathland plant communities. Around 1900, these areas were used as sheep range-lands. With the development of agricultural technology, they were progressively abandoned and their vegetation evolved rapidly and in an uncontrolled way towards the dominant *Ulex europaeus* L. stage, building impenetrable thickets. In the last decade the only production of these areas has been litter which

(1) Laboratoire de Zoologie et d'écologie ERA 798 du C.N.R.S.
(2) Groupe d'Etude des Landes armoricaines.

is cut at intervals of 3 to 9 years according to vegetation quality. Moreover, these heathlands are subject to regular, extensive fires which burn away thousands of hectares every year.

At present it would seem again possible to develop a sheep rangeland system in the Monts d'Arrée area, in balance with the evolution of the plant cover (RODDE, 1977).

The local sheep breed occurring in the 1900's has disappeared through successive crossing with other races.

Vers 1974 une conjonction d'objectifs avec le Parc régional d'Armorique a conduit le Groupe d'Etude des Landes Armoricaïnes (G.E.L.A.) à centrer une partie de ses recherches sur les Monts d'Arrée Prenant acte de la volonté de la Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique d'obtenir des modèles de valorisation des zones d'inculture, le G.E.L.A. a situé notamment dans cette région une partie des études destinées à montrer qu'il est peut-être encore possible, même dans le modèle économique actuel, de réhabiliter la fonction de production des landes en choisissant la zone la plus désertifiée de Bretagne, celle où « les arbres rabougrés cèdent souvent la place à une lande d'ajoncs et de bruyères » (MEYNIER, 1976) et qui ressemble à « un désert plus triste que ceux de l'Afrique ». CAMBRY, 1978, in MEYNIER, 1976).

Depuis de Moyen Age cette région est passée par des alternances de défrichement et d'abandon. Toujours d'après MEYNIER (1976) la phase la plus active de mise en valeur se déroula de 1850 à 1910 environ. « Le quadrillage des talus s'étendit presque jusqu'aux sommets ». C'est à cette époque que disparut pratiquement le mouton de l'Arrée : « les communes renonçant à un élevage ovin semi-nomade, vendirent les friches communales et multiplièrent les chemins ». Mais entre les deux guerres l'exode rural redoublé, et ce en partie à cause de la création de cours complémentaires permettant aux élèves de s'évader de la terre : l'Arrée cessa d'être la « Terre de misère » pour devenir la « Terre des Instituteurs ». La lande reconquiert actuellement les champs quadrillés, la population diminue souvent des deux-tiers, la densité s'abaisse à 13 habitants au km² à Saint Rivoal (tableau 1).

The problem was to find a breed which would be sufficiently resistant to the difficult local climatic conditions as well as to the vegetation. The available old heathlands are characterized by dominant woody shrub communities and a considerable grass biomass. These particular conditions required that the considered Ouessant Island breed be rustic, i.e. able to ingest a composite, heterogeneous vegetation (as opposed to more highly selected breeds feeding exclusively on graminaceous plants) and this throughout the year.

TABLEAU 1
Densité de la population en 1968
dans quelques communes des Monts d'Arrée
Source : SEMENF (d'après DONAL, 1976)

Botmeur	22,2 h/km ²
Sizun	34,8 h/km ²
La Feuillée	26 h/km ²
Saint-Rivoal	13 h/km ²
Plounéour-Ménez	27 h/km ²
Sérignac	24 h/km ²
Finistère, total	105 h/km ²

Dans la plupart des communes, la surface utilisée à des fins agricoles n'atteint pas la moitié de la surface totale (tableau 2).

Le tiers des exploitations rurales disparaît de 1955 à 1970. On estime qu'actuellement la lande recouvre près de 188 000 hectares dans le Finistère dont 61 000 hectares (1) pour la région de l'Arrée. Cette zone, abandonnée par l'agriculture a été pratiquement incluse en totalité dans le Parc régional d'Armorique créé « pour aider un territoire rural en déséquilibre démographique et économique à retrouver la saveur de la vie à travers un aménagement équilibré de son espace » (Charte du Parc, in LEFEUVRE, 1975)

Parallèlement l'Office National des Forêts a classé toute cette région comme « zone prioritaire de reboisement ». Cette zone (qui se joint aux zones d'inculture de la Bretagne centrale (2) a été délimitée par la superposition de deux cartes « techniques » (SAURIN et SANDOZ, 1976) :

- la carte climatique indiquant les zones propices au bon développement des arbres;

(1) Chiffres de la Chambre d'Agriculture du Finistère (1970).

(2) 250 000 hectares de landes sont considérés comme techniquement reboissables en Bretagne.

TABLEAU 2

Occupation du sol dans 5 communes des Monts d'Arrée
(d'après DONAL, 1976) S.A.U. : surface agricole utile.

	La Feuillée		St Rivoal	Botmeur	Plounéour	Sizun
	Cadastre 1965	Estimation Semenf 1968	Cadastre 1963 corrigé Semenet	Cadastre 1963 en 1970	Cadastre 1968	Cadastre 1965
Terres	912		496	347	2 322	2 649
Prés	361		142	172	521	624
S.A.U.	1 273	1 050	640	519	2 843	3 273
Landes	1 698	1 800	922	717	1 635	1 754
Bois Taillis	29	60	239	4	447	786*

* Note : Divers

- la vue, en négatif, de la carte de production agricole laissant apparaître des blancs, régions peu exploitées ou de rendements faibles qui pourraient constituer une localisation préférentielle de boisements.

Une analyse des relevés du cadastre de 1914, 1963 et 1976 (BOURDON, 1979) effectuée sur 20 communes permet de montrer que la superficie boisée augmente dans toutes les communes et dans des proportions beaucoup plus importantes entre 1963 et 1976 qu'entre 1914 et 1963.

La surface totale reboisée de 1948 à 1976 est de 2 925 hectares dont 2 345 subventionnés par le Fonds Forestier National. Ces subventions ont surtout été attribuées pour la plantation de conifères (2 220 hectares), celles attribuées pour les feuillus ne permettant de couvrir pendant le même temps que 125 hectares.

La commune la plus enrésinée des Monts d'Arrée est le Huelgoat avec 275 hectares, soit 19,5 % de son territoire.

L'épicéa de Sitka forme la majeure partie des boisements de cette région depuis 1965. Bien que l'on en plante de moins en moins depuis 1972, ils restent prédominants par rapport aux autres espèces (69,27 % du nombre de plants totaux de 1973 à 1976).

Les pins ont dominé largement le boisement de 1948 à 1960 (en 1948 ils représentaient 80,58 % des

résineux plantés). Depuis ils sont très peu utilisés (5,52 % de 1973 à 1976)

Le Douglas (*Pseudotsuga douglasii*) n'a été introduit qu'à partir de 1958. Sa contribution au boisement augmente sans cesse (environ 15 % du total planté en 1976).

D'autres résineux ont été plantés en grand nombre surtout entre 1957 et 1959. Ce sont les mélèzes et différents sapins dont *Abies grandis* : jusqu'en 1960 ils représentaient plus de 30 % de la surface reboisée (BOURDON, 1976) (fig. 1).

La décision de l'Administration et des organismes forestiers de boiser en conifères les zones d'incultures de la Bretagne centrale, dont les Monts d'Arrée, a fait l'objet de critiques parfois vives du grand public, des associations. Elle a entraîné des conflits locaux avec des municipalités. D'après les services forestiers ces conflits étaient si importants « qu'ils risquaient de compromettre la politique de réduction du déficit national en produits ligneux », ce qui les a contraints à demander à SAURIN J.P. et SANDOZ A. (1976) d'étudier « la compatibilité des boisements de conifères avec l'image des Monts d'Arrée ».

En fait le reboisement, longtemps présenté comme la seule solution d'utilisation de ces zones d'inculture, ne peut être compatible avec le maintien d'un paysage exceptionnel de landes qui a été pour beaucoup dans la définition actuelle des limites du Parc régional d'Armorique.

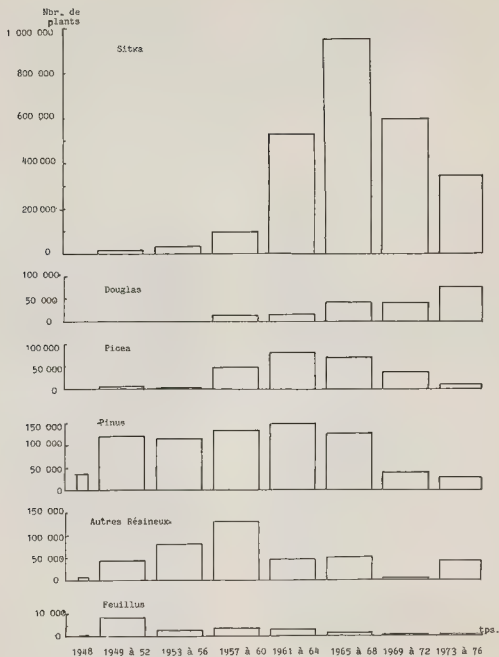


FIG. 1. — Evolution des plantations de résineux (par essence) et de feuillus de 1948 à 1976 dans 20 communes des Monts d'Arrée en fonction des petites subventions FFN.

C'est en fonction de l'augmentation des surfaces enrésinées banalisant cette région si pittoresque, en fonction également des décisions de l'Administration et des organismes forestiers d'accélérer ce processus, que le Parc a décidé de passer un contrat avec le groupe G.E.L.A. afin de montrer qu'il existe d'autres alternatives que le boisement en conifères.

L'élevage du mouton est apparu tout naturellement comme une possibilité intéressante et ce, pour plusieurs raisons dont nous énumérons les principales :

— Avant les grands défrichements de la fin du XIX^e siècle, l'Arrée était une région où l'on élevait du mouton « semi-nomade » (cf. plus haut). En 1900 on estimait encore à 3 000 têtes les troupeaux de Braspart (6 450 en 1812).

— La similitude entre les paysages de l'Arrée et ceux de l'Ecosse, terre de prédilection de l'élevage extensif d'ovins, permet de penser *a priori* qu'on peut transporter ce schéma d'utilisation, et donc faire revivre l'élevage dans l'Arrée.

— Il existe une corrélation assez frappante entre la carte de répartition des Parc régionaux, et ce qui est normal (en fonction de l'article 1 de la Charte des Parcs), les régions à forte surface de zone d'inculture, mais également avec la distribution des races rustiques de moutons. Ce fait semble montrer que la perte du mouton rustique de l'Arrée est accidentelle et que l'une des utilisations « rationnelles » des zones d'inculture semble être l'élevage ovin, et ce depuis des lustres.

— On connaît en France de nombreuses races rustiques de moutons susceptibles d'utiliser des friches et des landes, et d'ingérer les plantes caractéristiques de ces formations, telles par exemple les Ericacées. La race Solognote est la plus connue de ces races polyphages susceptibles de s'adapter aux milieux les plus diversifiés.

Par rapport au boisement, l'élevage semblait présenter d'emblée de nombreux avantages pour les habitants de la région :

— Il mobilise des surfaces importantes en élevage extensif ce qui pourrait aider, à partir du moment où l'on retrouve une utilisation pour ces terrains, à stopper la « fuite des terres ». En effet « nulle part

le prix des terres n'est resté aussi bas : certaines ont été vendues en 1975 2 500 francs l'hectare, quarante fois moins que certains champs des zones légumières (MEYNIER, 1976). De tels tarifs encourageant des éléments étrangers à la région à des placements fonciers, intéressants dès lors qu'ils envisagent d'occuper le terrain par des conifères. La crise de la pomme de terre en 1976 a accentué ce phénomène : de nombreuses landes ont été vendues à des « extérieurs » pour être défrichées afin de produire le précieux tubercule. Ces faits montrent à l'évidence qu'il existe des possibilités d'utilisation latente de ces zones (notons à ce propos que la litière produite par la lande s'est bien vendue pendant la période de sécheresse de 1976 et que de nombreux bovins ont pu bénéficier d'un pacage bon marché au milieu de la disette), mais qu'elle semble mieux perçue par les exogènes que par les indigènes. Les autochtones ne se sentant plus solidaires de ces zones, se trouvent réellement dépossédés de terrains qui ont joué un rôle important dans les activités agricoles et avaient contribué au maintien d'une population rurale. L'élevage permettrait aux locaux de rester propriétaires de leur région et donc de se sentir concernés par son devenir.

— En effet, l'élevage peut créer une vie sur ces immenses étendues de landes, alors que les conifères contribuent à intensifier la notion de désert et surtout de tristesse dans une région où les couleurs foncées s'intègrent mal au paysage. (Les aspects esthétiques et paysagers ne peuvent être négligés, car ils figurent dans la Charte constitutive du Parc naturel régional.)

— L'élevage nécessite la présence d'hommes habitant sur place, ce qui n'est pas le cas pour le reboisement.

— L'élevage peut produire chaque année de l'argent frais aux autochtones, alors qu'il faut entre trente et quarante ans pour produire un capital bois... en l'absence d'incendie, etc.

Mais s'il est aisé de trouver des arguments théoriques, il est parfois moins facile de prouver dans la pratique que les hypothèses émises sont valables et réalisables. En effet, le premier aspect et peut-être

le moins évident dans un tel contexte, est la difficulté de cerner ce qu'a été l'élevage des ovins dans les Monts d'Arrée, quel type de lande ils ont utilisé, quel type de conduite de troupeaux a été employé, etc.

La lande actuelle a évolué, comme nous l'avons précisé, en dehors d'une emprise humaine importante depuis près de 40 ans. Correspond-elle à une zone d'inculture qui aurait pu être utilisée valablement par la race de l'Arrée ? Par ailleurs nous avons précisé que cette race rustique a pratiquement disparu au début du siècle. Existe-t-il encore dans la région des moutons suffisamment rustiques pour résister au climat de cette région et exploiter la lande actuelle ?

Sans compter le problème de charge à l'hectare, qui ne pouvait être déterminé par référence exacte aux landes anglaises, les travaux du G.E.L.A. ayant démontré que les « landes bretonnes sont plus diversifiées et plus productives ».

Il faut rappeler que l'objectif initial n'était pas de produire du mouton à tout prix, mais de *produire du mouton et maintenir un paysage de lande sans qu'il en coûte à la collectivité*, et même si possible avec un rapport intéressant pour les agriculteurs participant à une telle opération.

L'un d'entre nous a tenté de répondre à ces questions dans une étude préliminaire (RODDE, 1974), en démontrant qu'une pseudo-race baptisée « Ouessant actuel » pouvait utiliser la lande actuelle pendant toute l'année, et surtout pouvait croître et se reproduire en l'absence de toute supplémentation importante. Mais cette race a subi de nombreux croisements. On sait que les moutons qui vivaient sur l'île d'Ouessant jusqu'au début de ce siècle étaient de petite taille, de coloration le plus souvent noire ou quelquefois blanche, les mâles étaient cornés. A la naissance les agneaux pesaient en moyenne 1 à 1,5 kg pour atteindre à l'état adulte 12 à 15 kg chez les brebis et 15 à 20 kg chez les béliers.

Ils étaient réputés pour leur rusticité et leur résistance aux maladies et aux conditions climatiques sévères qui règnent sur l'île, particulièrement pendant l'hiver qu'ils passent dehors.

Aujourd'hui la quasi-totalité des brebis sont blanches mais il subsiste quelques sujets noirs ou pie-noirs. Le recensement du mois de février 1976 a donné un cheptel de 1 800 brebis (1) totalement disparates : ce sont les produits issus de croisements incontrôlés de races diverses. Le premier apport de béliers sur l'île a, en effet, été effectué dès 1904 dans le but d'améliorer le poids et la taille de la petite race d'Ouessant. Il s'agissait de moutons appartenant à la race de l'Arrée et aux races berrichonne ou Texel. De plus le naufrage d'un bateau grec a permis l'arrivée sur l'île de 3 brebis et d'un bélier de race Mérmos (RODDE, 1977). Par la suite des introductions d'Avranchin, de Vendéen ont été tentées avec plus ou moins de succès.

Les animaux actuels dits « Ouessant actuel » fournissent des agneaux dont le poids varie à la naissance de 2,5 à 3,5 kg, les adultes présentant des poids oscillant entre 35 et 50 kg selon les individus et la saison.

Cette « race », faiblement représentée, non stabilisée ne pouvait fournir le cheptel de base valable pour tenter une expérience en « vraie grandeur ». Aussi avons nous voulu conforter cette recherche préalable par une étude comparée de plusieurs races rustiques susceptibles d'être utilisées en remplacement des races locales disparues.

Une telle étude peut être entreprise au moins à deux niveaux très différents :

- Etude globale des relations entre un troupeau important et les pâturages dans lesquels il évolue.
- Analyse du comportement et de l'impact individuel d'un petit groupe placé sur un milieu de surface restreinte.

On s'aperçoit, en consultant la bibliographie, que dès lors que l'analyse est effectuée à l'échelon de l'individu la plupart des auteurs sont contraints d'opérer sur des groupes restreints d'animaux. C'est le cas par exemple de HOEFS (1974) qui voulant déterminer le régime alimentaire d'*Ovis dalli dalli*, utilise un groupe de 11 individus. DONNELLY et coll.

(1) 1 800 brebis pour 200 îliens éleveurs sur une superficie de 1 200 hectares répartis en 50 000 parcelles !

(1974) ont étudié l'influence de la qualité de la nourriture sur les possibilités d'ingestion journalière des moutons de différentes races en travaillant par neuf groupes de six individus.

Cette contrainte d'effectif restreint, qui en terme de zootechnie est fortement contestable puisqu'elle peut introduire une distorsion par rapport à une situation de troupeaux à effectif important, est d'autant plus marquée que le milieu est hétérogène.

Effectuer un choix entre l'approche globale ou l'approche individuelle n'est pas aisé car nous aurions tendance à dire qu'elles sont aussi indispensables, ou aussi contestables l'une que l'autre :

- dans le cas d'une analyse globale sur troupeau important il y a une perte d'information évidente par « gommage » des comportements individuels;
- dans celui d'une analyse sur effectif réduit le gain d'information peut être contre-balançé par des distorsions comportementales liées au fait que les individus ne se trouvent pas dans un environnement social normal.

En réalité, nous pensons que dans une étude à long terme l'étude individuelle sur effectif réduit doit être privilégiée dans un premier temps car elle permet alors de perdre moins d'information lorsque le chercheur peut par la suite travailler sur un vrai troupeau.

Pour nous, le problème n'a pu se poser en ces termes, car dans les conditions matérielles de l'étude, il ne pouvait être envisagé que l'achat d'effectifs réduits et il est certain que même si les conditions financières avaient pu être remplies pour l'achat d'un grand troupeau, les surfaces de landes disponibles à Menez Meur (1) auraient été un autre élément de contrainte. Par ailleurs nous devons préciser dès à présent que si l'on peut travailler dans certaines conditions particulières sur des troupeaux composés, nous ne pouvions nous le permettre dans le cadre comparé que nous nous étions fixé, car les distorsions comportementales induites par de faibles effectifs nous paraissent moins importantes que celles qui

pourraient résulter de comportements « mimétiques » provoqués par une confusion de race.

En fonction des objectifs précis assignés à ce travail, nous avons privilégié l'étude de la relation animal/plante en insistant sur les problèmes de régime alimentaire.

Ayant démontré précédemment que le mouton n'est pas exclusivement un herbivore (c'est-à-dire un consommateur de graminées et plus généralement d'herbacées) lorsqu'il est élevé dans une zone d'inculture (RODDE, 1974) nous avons analysé son régime, en utilisant les méthodes appliquées aux divers phytophages (mangeurs de plantes) étudiés au laboratoire de Zoologie et d'Ecologie, considérant que pour l'instant les problèmes très importants de dégradation et de transformation des végétaux ingérés par les microorganismes du rumen ne pouvaient être abordés.

On pourrait penser que l'étude du régime alimentaire des animaux domestiques ne présente qu'un intérêt restreint dans la mesure où le choix des végétaux, conditionné par l'homme peut être très limité.

Il n'en est rien lorsqu'il s'agit de races rustiques élevées dans les conditions d'élevage originelles (c'est-à-dire sur différentes zones d'inculture (maquis, garrigues, landes, sous-bois, etc.).

Dans ce cas, la problématique générale se rapproche beaucoup de celles utilisées pour les animaux sauvages.

Le régime alimentaire peut varier considérablement au cours de l'année en fonction des saisons, c'est ce que nous avons montré chez le lapin de garenne (CHAPUIS et LEFEUVRE, 1980), mais cela est vrai également chez les moutons élevés dans les collines de Grande-Bretagne.

GRIFFITHS (1970) a mis en évidence que l'Agrostis était brouté uniquement pendant le printemps et l'été alors que la Callune est très recherchée pendant l'hiver. A cette variation annuelle peuvent se surimposer des variations journalières liées aux conditions météorologiques. Il semblerait d'après TRIBE (1950) que les moutons broutent davantage de végétaux ligneux lorsque ceux-ci sont recouverts d'eau (rosée, brouillard, pluie).

(1) Domaine Agricole du Parc et siège de l'Administration.

D'après HOEFS (1974) le régime alimentaire varie en fonction de la composition floristique. Celle-ci peut être affectée par la seule présence des moutons. Ainsi les travaux polonais résumés par KAJAK (1974) sur la relation mouton/prairie ont montré des variations importantes de la teneur en azote des végétaux consécutivement à la décomposition des fèces. Un tel enrichissement peut être responsable de la disparition ou de l'apparition de certaines espèces de plantes et modifier considérablement les associations ou groupements végétaux existants.

Dans le cas d'une surcharge les associations végétales se modifient considérablement et rapidement par suite de la suppression des végétaux les plus attractifs, continuellement broutés.

La proportion des plantes rejetées s'accroît parallèlement et conduit à la formation de zones totalement répulsives pour les moutons (WAIG, McMAHON, 1964).

ROSEN et SÖGREN (1973) ont montré dans l'île d'Öland que sur les surfaces où la charge en moutons était très importante, il y avait disparition des graminées. Parallèlement les surfaces non-pâturées (pelouse à Avoine) sont envahies par les arbustes (Genévrier) qui à leur tour limitent la production des graminées.

RAWES (1961), pour sa part, a pu mettre en évidence que dans les prairies à Nard, Fétuque et Agrostis, le broutage sélectif de ces deux dernières graminées conduit à leur régression et à l'extension du Nard, ce qui se traduit pour ces pâturages par une perte de potentialité vis-à-vis de l'élevage.

A long terme des modifications importantes de la végétation peuvent apparaître sous l'impact des moutons.

Ainsi à l'île de Saint-Kilda des changements de composition floristique sont intervenus dans les pâtures à Callunes et à Graminées, utilisées par les moutons de Soay. En 1931 la Callune était peu abondante dans les landes. Elle était dominée par les Graminées. En 1970, c'est elle qui devint prépondérante. Parallèlement dans les parcelles ne comprenant que des Graminées il y a eu remplacement de

la Houlique laineuse caractéristique de ces pâtures en 1931 par l'*Agrostis tenuis* qui domine en 1970 (GWYNNE et BOYD, 1970). Cependant le pâturage modéré d'une prairie de montagne conduit à une plus haute production végétale, par suite de repousses abondantes et constantes (ANDRZEJEWSKA, 1974).

Le maintien d'une association végétale, son blocage à un stade déterminé d'une succession végétale par l'intermédiaire d'un troupeau nécessite donc une connaissance la plus exhaustive possible du régime alimentaire des moutons et de son évolution saisonnière. Elle doit être complétée par une estimation quantitative de la nourriture ingérée assortie d'une étude de la productivité des différentes espèces végétales et de leur réponse au broutage ou à l'enrichissement azoté apporté par la défécation. Ce sont quelques-uns des aspects que nous comptons développer dans une étude intégrée permettant de déterminer si l'élevage d'une race rustique est encore possible dans le contexte végétal et socio-économique de l'Arrée.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRZEJEWSKA (L.), 1974. — V. — Herbivores and their effect on plant production. *Ekologia polska. Polish scientific publishers*, Vol. XXII, n° 3-4, Warszawa, 527-534.
- BOURDON (A.), 1979. — Le feu dans la région des Monts d'Arrée. Tentative d'analyse objective du phénomène. Lab. de Zool. et d'écologie. Mém. de fin d'études, 175 pages.
- CAMBRY, 1798. — Cité in MEYNIER.
- CHAPUIS (J.L.) et LEFEUVRE (J.C.), 1980. — Evolution saisonnière du régime alimentaire du Lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* L. en lande : résultats de deux ans d'analyse. *Bull. Soc. Ecologie*, n° spécial.
- DONAL (L.), 1976. — Quelques aspects économiques et écologiques liés à l'agriculture dans l'aménagement des Monts d'Arrée. Prairies. D.E.A. Rennes, septembre 1976.
- DONNELLY (J.R.), DAVIDSON (J.L.) et FREER (M.), 1974. — Effect of body condition on the intake of food by Mature sheep. *Aust. J. Agric. Res.*, 25, 813-23.

- GRIFFITHS (J.F.), 1970. — A note on patterns of behaviour and grazing in hill sheep. *Anim. Prod.*, **12**, 521-524.
- GWYNNE (D.C.) et BOYD (M.J.), 1970. — Relationships between number of soay sheep and pastures at St. Kilda. *Animal populations in relation to their food resources. British Ecological Society Symposium*, n° 10 (Ed. by A. Watson) Oxford et Edinburgh, 289-302.
- HOEFS (M.), 1974. — Food selection by Dal's sheep. The behaviour of Ungulates and its relation to management, IUCN Publications new series, No. 24, Volume 2
- KAJAK (A.), DELCHEV (Kh), 1974. — Analysis of a sheep pasture ecosystem in Pieniny Mountains. *Ekol. Polska*, **22**, n° 3-4, pp. 693-710.
- LAPOIX (M.F.), 1974. — Zones déshéritées ou zones marginales : le point de vue de l'écologie. Colloque CENECA, 124, Paris, 1-11.
- LE CORRE (P.), 1974. — Influence de l'action humaine sur la stabilité et l'évolution des paysages dans les landes des Monts d'Arrée. D.E.A., Rennes, 63.
- LEFEUVRE (J.C.), 1975. — Un exemple de Parc naturel régional, le PNR d'Armorique. Colloque National sur les Parcs régionaux et nationaux français. *Bull. Soc. d'Ecologie*, n° sp., Marseille.
- MEYNIER (A.), 1976. — Atlas et géographie de la Bretagne. Paris, Ed. Flammarion, pp. 1-293.
- RAWES, 1961. — The problem of *Nardus* and its productivity in relation to sheep grazing at Moorhouse, Westmoreland. *J. Brit. Grassl. Soc.*, **16**, 190-193.
- RODDE (C.), 1974. — Impact d'un troupeau expérimental de moutons sur la lande des Monts d'Arrée. D.E.A., octobre 1974, 83 pages.
- RODDE (C.), 1977. — Contribution à l'étude du régime alimentaire d'un phytophage domestique (*Ovis aries* L.) élevé en zone d'inculture (les landes de l'Arrée). Thèse de 3^e cycle. Université de Rennes, 261 pages.
- ROSEN (E.) et SjöGREN (E.), 1973. — Sheep grazing and changes of vegetation on the Limestone Heath of Öland. *ZOON suppl. 1*.
- SAURIN (J.P.) et SANDOZ (A.), 1976. — Compatibilité des boisements de conifères avec l'image des Monts d'Arrée. Doc. Ministère de l'Agriculture, service des forêts, p. 1-111.
- TRIBE (De.), 1950 a. — The composition of sheep natural diet. *J. Brit. Grassl. Soc.*, **5**, 81-91.
- TRIBE (De.), 1950 b. — The behaviour of the grazing animal - a critical review of the present knowledge. *J. Brit. Grassl. Soc.*, **5**, 209-224.

POSSIBILITÉ D'ÉLEVAGE DE MOUTONS DE RACE RUSTIQUE DANS LES LANDES DES MONTS D'ARRÉE

II — ÉTUDE COMPARÉE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DE CINQ RACES

par LEFEUVRE J.C. (1), RODDE C. (1),
CLEMENT B. (2) et TOUFFET J. (2)

RÉSUMÉ

Le régime alimentaire de moutons ouessantins élevés sur des landes des Monts d'Arrée est caractérisé, quel que soit le sexe, par une phase hivernale à base de dicotylédones ligneuses (Ericacées, Légumineuses) et une phase estivale à dominante graminéenne. Les agneaux nés à la fin de l'hiver calquent progressivement leur régime alimentaire sur celui de la mère, l'identité des deux régimes étant obtenue d'autant plus rapidement que la naissance est tardive.

L'ingestion en alternance de Monocotylédones et de Dicotylédones permet aux animaux de bénéficier de ressources trophiques toute l'année et de vivre sans supplémentation. Elle évite également des carences qui auraient pu se manifester si l'on se réfère à la qualité des sols et à l'analyse minérale des végétaux ingérés.

En raison du nombre réduit de moutons ouessantins disponibles pour lancer une opération « grande nature » d'élevage en lande, 4 autres races ont été testées. Il s'agit des races Swaledale (race anglaise), Solognot, Noir du Velay et Bizet. Seules les deux premières races développent des consommations qui s'adaptent à la phénologie de la végétation et donc au caractère annuel ou pérenne des différentes plantes.

La relance de l'élevage ovin dans les landes de l'Arrée peut apparaître comme une opération plus satisfaisante que le seul reboisement en conifères envisagé par l'administration et les organismes forestiers.

La réanimation de l'espace rural liée à une revalorisation du milieu naturel, à nouveau entretenu et exploité, constitue aussi un moyen de rendre ces espaces moins vulnérables aux incendies qui les ravagent périodiquement.

SUMMARY

The diet of Ouessant Island sheep, reared on the heathlands of the Arrée hills (Brittany) is characterized for both sexes by a winter phase where woody dicotyls prevail and a summer phase where grasses are dominant. Lambs born in late winter progressively model their diet on that of their mother. Diet similarity is reached all the sooner after birth occurs at a later date.

Alternating ingestion of Monocots and Dicotyls allows the sheep to draw maximum benefit from available food resources throughout the year and to do without food complementation. This also avoids deficiencies which might have occurred in view of the quality of local soils and the results of mineral analyses of ingested plants.

Due to the limited number of Ouessant Island sheep available for a "true size" experiment on the heathland, four other races were tested at the same time: Swaledale, Solognot, Noir du Velay and Bizet. Only the first two have developed diets adapted to local vegetation phenology and thus to the annual or perennial character of the various plant species.

The revival of sheep farming on the heathlands of the Arrée Hills might appear to be a more satisfying enterprise than the sole reforestation with conifers, as planned by Administration and Forestry Organizations. An attempt to revive these rural areas through a rehabilitation of the natural environment and its renewed utilization, is also a means of making these areas less susceptible to fire which devastates them periodically.

(1) Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie.

(2) Laboratoire d'Ecologie Végétale.

(1) et (2) ERA 798 du C.N.R.S.

Nous avons montré précédemment (LEFEUVRE, 1980) l'intérêt d'utiliser une approche éco-éthologique pour étudier les possibilités de réimplantation de moutons de races rustiques dans les landes des Monts d'Arrée (RODDE, 1974, 1977; LECLERC et LECRIVAIN, 1975). Cette note ne présente qu'un des volets des études que nous avons entreprises. Elle traite essentiellement des relations trophiques dans un système mouton-lande étudié préalablement à partir de la « pseudo-race » Ouessant actuel.

Nous avons testé simultanément la résistance de 3 mâles et de 4 femelles suitées, pendant 18 mois, dans un enclos de 20 hectares, et suivi individuellement le régime alimentaire de ces animaux et de leur descendance tout au cours de l'année. Dans cette publication, nous présenterons les résultats obtenus pour deux individus (mâle et femelle) très représentatifs du groupe. Nous bâtirons les conclusions sur l'ensemble de notre étude. Nous comparerons, ensuite, les résultats avec ceux obtenus sur les 4 races rustiques retenues comme susceptibles de pallier au faible nombre d'« Ouessant actuel » pour entreprendre une expérience en vraie grandeur (troupeau de 200 à 300 animaux).

Les races retenues sont les suivantes :

- La race *Bizet* qui a su se faire apprécier depuis fort longtemps pour ses qualités de rusticité, de sobriété et d'endurance dans des pâturages et parcs pauvres.

- La race *Solognot* dont la première qualité est la très grande résistance à une alimentation déséquilibrée et aux modifications climatiques annuelles.

- La race *Noir du Velay* qui, bien que fréquentant des pâturages riches sur terres basaltiques, est susceptible de s'adapter à une alimentation à base de dicotylédones diverses.

- La race *Swaledale*, véritable mouton de lande en Grande-Bretagne : sa première qualité est la rusticité, c'est-à-dire sa faculté d'adaptation à des conditions extrêmes d'alimentation et de climat.

Chaque troupeau comprenant 10 individus des deux sexes, l'approche du régime alimentaire d'individus appartenant aux 5 races retenues peut être divisée en deux grandes périodes :

- Printemps-été-automne : étude de l'alimentation des 5 béliers,

- Hiver : étude du régime alimentaire des 4 brebis, représentatives des 4 races encore en compétition (élimination de la race *Bizet*).

Cette distinction saisonnière entre sexes a été dictée par des raisons essentiellement pratiques. En effet, au printemps, certaines femelles gestantes ou allaitantes ont été soumises à un régime d'alimentation complémentaire au moment le plus critique. Les mâles ont toujours été gardés sur la lande sans alimentation d'appoint pendant 8 mois. Par contre, à partir du mois d'octobre, les béliers ont été soumis à des compléments azotés pour la préparation à la lutte et nous avons donc cessé nos récoltes journalières de fèces. Ce sont les femelles, alors gestantes, mais non-complémentées, qui ont été suivies dans leur alimentation hivernale jusqu'au mois de février.

En fonction des agnelages successifs, l'influence maternelle sur le choix alimentaire de l'agneau a été suivie sur 6 « couples » de la race « Ouessant actuel » et sur un « couple » des autres races, à l'exclusion des *Solognot* qui n'ont pas fourni d'agneaux pendant la période d'étude.

MÉTHODE PORTANT SUR L'ÉTUDE DU RÉGIME ALIMENTAIRE

Les méthodes d'étude du régime alimentaire sont nombreuses et variées. Elles vont de l'observation directe de l'animal à l'observation de l'impact du broutage sur la végétation en passant par des prélèvements effectués en différents endroits du tube digestif, soit par des fistules (ruminales ou œsophagiennes), par des sondes orales ou des trocarts. Enfin, elles peuvent être effectuées, soit post-mortem par examen du contenu du tube digestif, soit à partir des fèces émises par l'animal (fig. 1).

Trois méthodes ont été choisies :

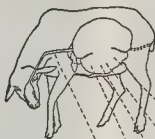
- Étude directe de l'impact des moutons sur la végétation (pistage).

Observations directes :

Un individu est choisi et suivi du lever au coucher du soleil de façon à déterminer ses rythmes d'activités et les prises alimentaires au cours de la journée, l'occupation de l'espace. L'observation est répétée en des temps différents tout au long de l'année.

Etude des fèces :

Des prélèvements de fèces sont effectués directement dans l'animal et analysés par une méthode micrographique. La détermination des épidermes des végétaux consommés permet de définir le régime alimentaire saisonnier.

**Observations végétation :**

Une étude visuelle qualitative peut être effectuée avant l'introduction des animaux dans l'enclos et régulièrement après. On suit l'impact du troupeau sur la végétation et l'évolution des repousses après le broutage par rapport à un enclos témoin.

Fig. 1. — Schéma récapitulatif détaillant les différentes méthodes d'étude du régime alimentaire.

- Etude comportementale des animaux en pâturage libre (journées continues).
- Etude des végétaux ingérés, par l'examen des fèces.

Les conditions générales de l'étude (végétation dense, hétérogène et épineuse de la lande, perturbation minimum des animaux) nous ont interdit l'utilisation des sondes et des fistules.

L'application des trois méthodes conduit à des résultats complémentaires :

— la première permet de connaître la manière dont les végétaux sont sélectionnés : extrémités, rameaux, bourgeons, fleurs, etc. Elle permet d'apprécier, à court et moyen terme, l'impact des moutons sur la végétation;

— la deuxième nous indique la stratégie du choix alimentaire journalier et saisonnier. Elle renseigne pendant le jour, sur la qualité horaire de l'alimentation;

— la dernière traduit assez fidèlement (CHAPUIS et LEFEUVRE, 1980) la consommation des divers végétaux pendant un temps restreint. Elle présente l'avantage de rendre compte de l'alimentation nocturne. C'est grâce à elle que nous pouvons cerner les variations individuelles tout au cours de la saison et déceler l'ingestion de certains végétaux utilisés en faible quantité, mais pouvant jouer un grand rôle (toxicité, oligo-éléments, valeur énergétique, etc.).

COPROLOGIE

Les prélèvements de fèces sont effectués directement dans l'animal (rectum) et analysés, après traitement (FAGGION, 1974), par une méthode micrographique.

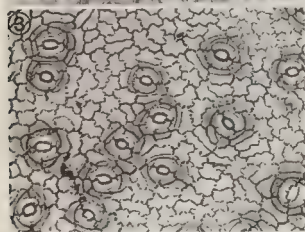
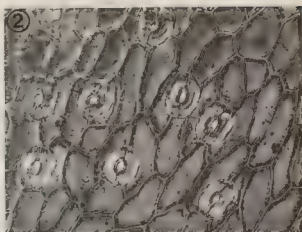
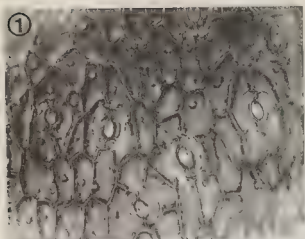


PLANCHE 1

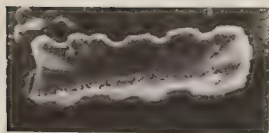
Epidermes des différentes plantes consommées par les moutons

1) *Ulex europaeus* ($\times 1250$).

2) *Ulex galii* ($\times 1250$).

3) *Ilex aquifolium* ($\times 300$).

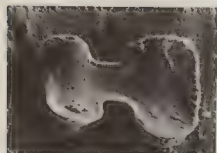
4) *Vaccinium myrtillus* ($\times 500$).



①



④



②



⑤



③

PLANCHE 2

Phytolithes siliceux des graminées et des cyperacées des enclos d'expérience :

- 1) *Agrostis setacea* ($\times 2700$)
- 2) *Molinia caerulea* ($\times 4500$),
- 3) *Holcus mollis* ($\times 2250$),
- 4) *Festuca capillata* ($\times 4500$),
- 5) *Carex* sp. ($\times 3400$)

Grâce à des épidermes de référence (CHAPUIS, 1976), les végétaux consommés, et donc le régime alimentaire, peuvent être connus. Le comptage des fragments ayant résisté à la digestion permet d'exprimer des pourcentages relatifs qui évoluent au cours des saisons, selon l'ingestion préférentielle des individus (RODDE, 1977; CHAPUIS, 1976; CHAPUIS et LEFEUVRE, 1980) (Pl. 1).

Dans le cas de régime de monocotylédones, la méthode de comptage des phytolithes (CHEROUVRIER, 1973; CHEROUVRIER *et al.*, 1975) peut être utilisée (Pl. 2). Dans cette étude préliminaire, nous l'avons retenue, tout en en connaissant ses limites, pour pouvoir apprécier, d'une façon très précise, les proportions relatives entre toutes les espèces graminéennes.

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE LA VÉGÉTATION

Les associations végétales des enclos sont variées (fig. 2) :

- lande haute à bosquet d'Ajonc d'Europe,
- lande âgée à Callune,
- lande âgée à touradons de Molinie,
- talus à Ajonc, Callune et Bruyère cendrée,
- lande mésophile à Molinie, *Agrostis*, Ajonc de Le Gall et Bruyère ciliée,
- lande jeune à Molinie et *Agrostis*,
- lande gyrobroyée à Graminées.

On trouve, selon les faciès une douzaine d'espèces dominantes, dont *Ulex europaeus*, *Ulex galii*, *Erica cinerea*, *Erica ciliaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Agrostis setacea*, *Agrostis tenuis*, *Holcus mollis*, *Molinia caerulea*, *Luzula sylvatica*, *Pteridium aquilinum*. Elles sont accompagnées par une trentaine d'espèces peu représentées, mais qui peuvent être consommées, comme *Festuca sp.*, *Danthonia decumbens*, *Ilex aquifolium*, *Hedera helix*...

TABLEAU 1
Composition chimique des plantes de lande

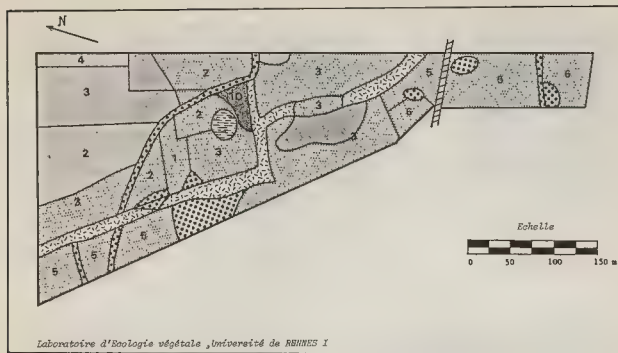
Nom de végétaux	en g/kg de M.S.				en mg/kg de M.S.			
	Ca	P	Na	Mg	Fe	Zn	Mn	Cu
<i>Molinia caerulea</i>	1,0	1,51	0,66	0,91	383	43	116	5
<i>Agrostis setacea</i>	1,11	0,87	1,00	0,71	817	35	129	2
<i>Ulex europaeus</i>	1,86	1,23	5,43	1,86	179	51	52	7
<i>Ulex galii</i>	1,51	0,49	1,04	1,51	425	45	20	3
<i>Erica ciliaris</i>	3,45	0,38	1,50	1,35	659	62	152	9
<i>Calluna vulgaris</i>	4,24	0,45	1,69	1,92	1 452	63	235	9

Composition chimique des plantes compagnes

Nom des végétaux	en g/kg de M.S.				en mg/kg de M.S.			
	Ca	P	Na	Mg	Fe	Zn	Mn	Cu
(1) <i>Calluna vulgaris</i>	1,6 à 5,8	0,428 0,77	0,5 à 0,7	1,1 2,3	190		460	14
(2) <i>Vaccinium myrtillus</i>	3,3	1,92	0,3	2,1	180		105	20
(3) <i>Holcus mollis</i>	1,1	2,75	4,7	2,5	250		160	49
(4) <i>Cirsium filipendulum</i>	11,2	0,57	4,8	3,5	300		380	—
(5) <i>Luzula sylvatica</i>	1,7	1,69	1,5	2,2	700		380	45

- (1) pousses vertes
 (2) pousses annuelles
 (3) jeunes pousses du mois d'avril 74
 (4) plante entière
 (5) : feuilles du coeur.

Une analyse de la composition chimique des principales plantes de la lande et des plantes compagnes dominantes dans les endroits abrités, ou sur les crêtes



- | | |
|---|--|
| 3 | Limite et âge des zones exploitées |
| | Lande xérophile à <i>Erica cinerea</i> et <i>Calluna vulgaris</i> |
| | Lande mésophile à <i>Erica ciliaris</i> , faciès à <i>Agrostis setacea</i> |
| | Lande mésophile à <i>Erica ciliaris</i> , faciès à <i>Molinia caerulea</i> |
| | Lande hygrophile à <i>Erica tetralix</i> |
| | Fourré et talus à ajoncs (<i>Ulex europaeus</i> et <i>Ulex gallii</i>) |
| | Chemin colonisé par <i>Molinia caerulea</i> et <i>Calluna vulgaris</i> |
| | Préirra tourbeuse à <i>Molinia caerulea</i> |
| | Saussoie |

FIG. 2. — Enclos expérimentaux de Menez Meur, 1975. Groupe « Noire du Velay ».

schisteuses a été effectuée (tableau 1). Elle attire les commentaires suivants :

— Les végétaux typiques possèdent des valeurs de P et de Ca très faibles. Le rapport Ca/P (de 1,5 à 2 pour les ruminants) varie dans l'ordre suivant :

Molinie	0,9
Ajone	1,54
Bruyère	3,15

— Les plantes compagnes localisées sont plus riches, mais le rapport Ca/P n'est pas toujours satisfaisant :

Houlque	0,4
Luzule	1
Myrtille	1,7

Seule la Callune présente un rapport extrêmement élevé : 7,5.

Les teneurs en Na et Mg sont comparables à celles des fourrages classiques.

On peut donc considérer que la plupart des plantes manifestent une carence en phosphore importante. Certaines possèdent une teneur très faible en Ca, mais cette pauvreté peut être compensée par la présence de plantes beaucoup plus riches, ce qui met en évidence l'intérêt d'un régime alimentaire diversifié.

TABLEAU 2

Teneur en Azote et en Matière Azotée Totale des jeunes pousses annuelles de plantes ingérées par les moutons élevés sur landes.

Végétaux	N g/kg M.S.	M.A.T. %
<i>Ulex europaeus</i>	2,05	12,8
<i>Ulex ralu</i>	1,76	11,0
<i>Erica ciliaris</i>	1,46	9,1
<i>Molinia coerulea</i>	2,78	17,3
<i>Agrostis setacea</i>	2,64	16,5
<i>Holcus mollis</i>	4,72	29,5
<i>Calluna vulgaris</i>	1,93	12,0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	2,50	15,6
<i>Luzula sylvatica</i>	2,31	14,4

Les taux de protéines ont été calculés à partir de la formule suivante :

$$\text{M.A.T. (Matière Azotée Totale)} = N \times 6,25$$

(N = Azote obtenu par la méthode de Kjeldhal)

Il semble que les plantes de la lande soient pauvres en protéines, à l'exception de la Houlque.

Il faut noter également que les teneurs en Azote varient considérablement en fonction du stade de développement du végétal. Ainsi, la teneur en Azote décroît jusqu'à 0,55 pendant l'hiver, chez *Molinia coerulea*; par contre les *Agrostis* peuvent, pendant cette même saison, présenter des valeurs encore intéressantes avec N = 1,16.

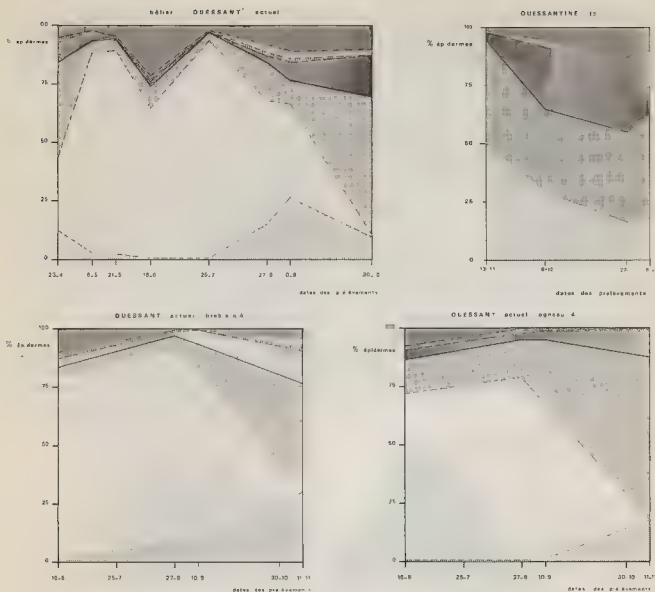
La teneur en cellulose de ces végétaux est très élevée et conduit à des teneurs en matière sèche très importantes. On peut les assimiler à des fourrages grossiers avec M.S. > 15 %.

La valeur alimentaire de la végétation varie dans des proportions notables en fonction des stades phénologiques, mais elle reste correcte pendant les mois d'hiver grâce à la présence des végétaux ligneux et principalement des Légumineuses.

ÉVOLUTION DE LA BIOMASSE AÉRIENNE DANS LA LANDE MÉSOPHILE

Pour bien caractériser les landes susceptibles d'être exploitées par les moutons, nous pouvons rappeler les principaux résultats obtenus par l'un d'entre nous (CLÉMENT, 1978). Notons en particulier que la biomasse de la lande mésophile (la mieux représentée) augmente progressivement jusqu'à 3 ans et atteint 9 à 10 t·ha⁻¹. Pendant la période de 4 à 7 ans, les variations deviennent de plus en plus faibles, de l'ordre de 2 t·ha⁻¹ en 3 années. Au-delà de cet âge, la croissance s'accélère à nouveau et la masse végétale atteint alors 27 t·ha⁻¹ à 15 ans.

Ces valeurs sont toujours supérieures à celles des landes à Callune d'Angleterre et d'Ecosse (3,8 t·ha⁻¹ à 5,2 t·ha⁻¹ à 3 ans, d'après ROBERTSON et DAVIES, 1965 et CHAPMAN, HIBBLE et RAFAREL, 1975). Elles



DETERMINATION DES REGIMES ALIMENTAIRES

Légende :

- AJONC (*Ulex Galii* - *Ulex Europaeus*)
- CALLUNE (*Calluna vulgaris*)
- BRUYERE (*Erica ciliaris*)
- DICOTYLEDONES DIVERSES
- GRAMINEES DIVERSES
- MOLLE (*Andropogon Cerealis*)
- AGROSTIS (*Agrostis Setacea*)

FIG 3. — Evolution du régime alimentaire chez un bélier, une brebis (3), et chez un couple mère-jeune (4) — agneau 4) de la race « Ouessant actuel »

sont cependant nettement inférieures à certaines landes armoricaines à Ajoncs dominants où l'on peut enregistrer 43 à 50 t·ha⁻¹ de 12 à 15 ans (GLOAGUEN et TOUFFET, 1973; FORGEARD, 1977).

PRINCIPAUX RÉSULTATS CONCERNANT L'ÉVOLUTION DU RÉGIME ALIMENTAIRE DE LA RACE DE RÉFÉRENCE : LES « OUESSANT ACTUEL »

1. ÉVOLUTION DU RÉGIME ALIMENTAIRE CHEZ UN BÉLIER.

La détermination des principaux épidermes trouvés dans les fèces et la confirmation, en ce qui concerne les Graminées, de leur contribution spécifique grâce à la méthode des phytolithes (Pl. 2) permettent de montrer une nette dominance de *Molinia coerulea*, d'*Agrostis setacea* et de diverses autres Graminées dont *Holcus mollis*, *Agrostis tenuis* et *Festuca sp.* que nous avons regroupées ensemble

(fig. 3). Nous pouvons noter, toutefois, la consommation tout au cours de l'année, avec des pics au printemps, en automne et pendant l'hiver des divers Ajoncs et à un degré moindre, de la Callune et des Bruyères.

Une analyse effectuée sur un Bélier pendant 21 mois met bien en évidence, à travers l'évolution du rapport $R = \text{Monocotylédones} / \text{Dicotylédones}$ (tabl. 3) cette variation saisonnière.

On peut noter 3 phases successives correspondant à l'hiver, au printemps-été et à l'automne (fig. 4).

— L'hiver se caractérise par un régime de Dicotylédones : Bruyère, Ajonc, Callune ($R < 1$).

— Le printemps-été se distingue par l'ingestion préférentielle de Graminées : Molinie, *Agrostis* ($R > 1$) ($R \approx 32$ en août et en juillet 1975).

— L'automne correspond au retour progressif au régime de Dicotylédones ($1 < R < 5$).

Ces trois phases, liées aux saisons, traduisent l'adaptation permanente de l'animal aux végétaux les plus attractifs et les plus riches énergétiquement. Nous remarquons, cependant, que ce phénomène

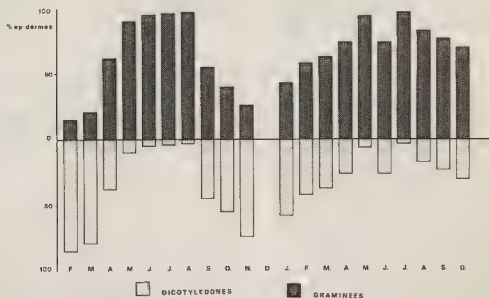


Fig. 4. — Evolution du régime alimentaire, au cours des années 1974-1975, du bélier Ouessantin.

	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
graminées	15 %	21 %	52 %	90 %	95 %	96 %	97 %	55 %	40 %	25 %	—	43 %	58 %	63 %	74 %	94 %	74 %	97 %	83 %	77 %	70 %
dicotylédones	85 %	79 %	38 %	10 %	5 %	4 %	3 %	45 %	60 %	75 %	—	57 %	42 %	37 %	26 %	6 %	26 %	3 %	17 %	23 %	30 %
R	0,18	0,27	1,63		19	24	32,33	1,22	0,67	0,33		0,75	1,38	1,70	2,85	15,87	2,85	32,33	4,88	3,35	2,33

TABLEAU 3

Evolution du pourcentage relatif d'épidermes de Graminées et de Dicotylédones trouvés dans les fèces pendant 21 mois chez un bélier de la race « Ouessant actuel ».

s'atténue lors de la deuxième année. On assiste à un allongement de la phase graminéenne, ce qui montre le pâturage sélectif de l'animal pour ce végétal. En 1974, il a sélectionné des zones graminéennes qu'il exploite au maximum dès le début de 1975. Ainsi, après la phase de découverte de l'enclos, il y a utilisation maximale grâce à une connaissance exacte de la localisation des végétaux les plus attractifs (les Graminées) dont la croissance est d'ailleurs favorisée par le broutage continu.

Au bout de deux années passées sur la lande, le rapport *graminées/dicotylédones*, exprimé par ce bélier et qui permet d'opposer un régime estival (> 1) à un régime hivernal (< 1) semble montrer plusieurs faits qui nous paraissent importants :

— Un mouton de race rustique placé brutalement dans un milieu différent de celui qu'il utilise, adapte son régime alimentaire à l'évolution phénologique des plantes les plus courantes. Dans un écosystème à deux strates dominantes (strate graminéenne, strate arbustive basse), cette coïncidence permet à l'animal de se nourrir toute l'année.

— On peut considérer néanmoins qu'il existe chez ces moutons une préférence importante pour les Graminées, ce qui se traduit par une augmentation de la durée du régime alimentaire de type « estival » par rapport au régime qualifié d'« hivernal ».

— Cet allongement de la période à régime graminéen dominant ne peut se concevoir, à notre avis, que si l'on envisage, qu'à une phase d'adaptation et de prospection masquée par une forte liaison régime alimentaire-phénologie, se substitue une phase connaissance de l'espace et occupation maximale.

Celle-ci conduit l'animal à sélectionner les plantes

les plus appétitives et donc à exprimer un choix en triant les touffes précoces ou tardives d'une espèce ou d'espèces à densité plus faible.

C'est cette découverte d'individus isolés ou d'espèces à comportement phénologique différent de l'ensemble de la population qui permet à l'animal de renforcer sa période régime « estival ».

Une telle phase ne peut intervenir que si l'on met en parallèle, soit une bonne connaissance du terrain, soit une augmentation des parcours, l'animal pouvant entrer plus fréquemment en contact avec ces fractions de population végétale précoce ou tardive.

2. ETUDE DU RÉGIME ALIMENTAIRE D'UNE BREBIS EN PÉRIODE HIVERNALE.

La dominante reste toujours graminéenne, mais le rapport R (monocotylédones/dicotylédones) est très proche de l'unité; de décembre à février : $1,2 < R < 1,8$ (fig. 3 b et tabl. 7). La proportion d'Agrostis, importante en novembre, décroît et ce végétal est progressivement remplacé par les autres graminées (Fétuque, Danthonie) de la lande. La consommation des dicotylédones est variée : elle traduit le broutage sélectif de la brebis qui recherche les feuilles vertes (Houx, Lierre, Cirse, Bruyère cendrée) attractives et comparativement plus appétantes que les Ajoncs et la Callune (fig. 3 b).

Nous pouvons, pour conclure, comparer ce graphique à celui obtenu (fig. 4) pour le bélier de même souche pendant les deux périodes hivernales précédentes : le rapport R est très proche ou inférieur à

l'unité, attestant le choix préférentiel des dicotylédones durant cette période et confirmant la nécessité de leur ingestion pour équilibrer la ration alimentaire.

3. ETUDE COMPARATIVE DES RÉGIMES ALIMENTAIRES MÈRE-JEUNE.

L'agneau étudié est né en février; il subit donc, lors de la découverte du milieu, les conditions très difficiles de l'hiver sur la lande et, en particulier, l'absence de matériel vert appétant.

Les deux régimes présentent tout d'abord une évolution différente durant cette période pré-printanière (fig. 5). Le 23 avril correspond au changement de stade phénologique de la Molinie (apparition des jeunes feuilles) auquel la brebis et le jeune sont sensibles. Toutefois, celui-ci manifeste encore des attirances vers les végétaux ligneux, les seuls qu'il ait découverts dès ses premières prises alimentaires (fig. 3 et 5).

On peut, à partir de plusieurs études de couples mère-jeune, considérer le problème de l'apprentissage des jeunes : connaissance et sélection des végétaux les plus riches au cours des saisons.

En période hivernale, en l'absence de végétaux tendres et attractifs, le choix du matériel végétal par le mouton est très varié; nous constatons alors que le régime du jeune diffère très nettement de celui de la mère. Ceci peut être relié aux faits suivants :

— l'agneau, bien que lié à la mère par les nombreuses tétées journalières manifeste des comportements d'indépendance entre chacune d'entre elles. Il ne suit que très rarement l'activité nutritionnelle de la mère;

— cette sélection différente du jeune peut être due à l'impossibilité de prélever certains végétaux en raison de la dimension ou de l'efficacité de la denture (broyage difficile des fragments végétaux durs et ligneux);

— le jeune, grâce à son museau fin, peut rechercher les pousses les plus tendres, les plus appétantes, là où la mère ne peut avoir accès;

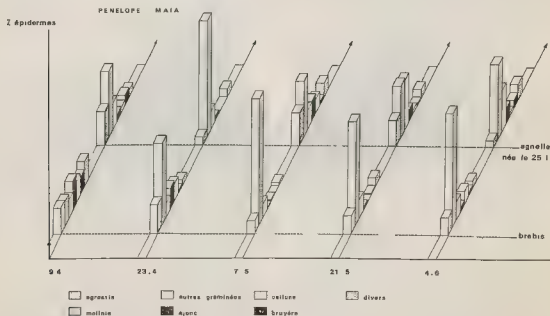


FIG. 5. — Evolution du régime alimentaire des couples mère-jeune de la souche Ouessantaise.

— la taille du jeune ne lui permet pas d'atteindre les pousses et fleurs des végétaux ligneux hauts comme les Ajoncs d'Europe.

Dès l'apparition des pousses printanières très attractives, il y a focalisation de toutes les prises alimentaires envers le végétal le plus riche énergétiquement. Les diversités entre les régimes du jeune et de la mère s'estompent et il apparaît alors le régime « type », tout à fait comparable à celui du béliet de même souche à la même période.

Il y a correspondance exacte, au sein de ce groupe, entre le régime de ces trois individus; elle traduit une sélection des végétaux, indépendante de l'âge et du sexe, et donc une influence de la mère sur le jeune.

Mais le problème reste complexe et nos résultats, trop succincts, ne permettent pas de connaître les modalités de la sélection du jeune :

— Est-elle essentiellement due à la présence continue de la mère qui lui enseigne le choix à effectuer selon sa propre connaissance du milieu ?

— Est-elle liée au caractère racial proprement dit, sachant que les races les plus rustiques ont gardé l'aptitude à la consommation d'une végétation hétérogène, alors que les races améliorées se sont spécialisées envers les Graminées ? On peut se demander si les agneaux sélectionneraient les végétaux de la lande de la même façon que les parents s'ils en étaient séparés dès la naissance.

Seule une étude de longue durée, portant sur des troupeaux plus importants, pourrait répondre à l'ensemble de ces questions, si importantes sur le plan sélection d'une race en vue de l'utilisation d'une zone d'inculture déterminée.

Il ressort de ces observations que les moutons amènent une modification progressive de la végétation de la lande par le pâturage sélectif qu'ils opèrent. Elle est cependant d'ampleur variable selon le chargement à l'hectare, lui-même dépendant de l'attractivité d'un faciès par rapport aux autres :

— Dans le cas d'un chargement faible à l'hectare, nous obtenons une transformation de la forme végétative des végétaux continuellement broutés :

- *arasement des touffes et*

- *blocage des croissances verticales au profit de l'étalement horizontal.*

— Dans le cas d'une surcharge, les associations végétales se modifient considérablement et rapidement par suite de la disparition des végétaux les plus attractifs et extension des végétaux délaissés.

Dans les Monts d'Arrée, si un tel phénomène se produisait, on assisterait à la disparition des plantes ligneuses jeunes (Bruyère, Callune, Ajonc) et à une extension des plages graminéennes rases et des zones à touradons à Molinie, répulsives, non exploitées.

Une surcharge aboutirait à la formation de zones impropres à l'élevage ovin, puisque la suppression des dicotylédones ne permettrait plus le maintien des animaux en période hivernale.

Ces conclusions coïncident exactement avec celles de nombreux travaux anglais. Elles montrent que, même dans le cas de faible charge, il existe en permanence un équilibre, mouton-composition de la végétation qui devrait sans doute être remis en cause périodiquement par un procédé drastique (tel la fauche ou le feu), si l'on veut maintenir le rapport graminées-dicotylédones arbustives, dans les limites telles que la végétation permette à l'animal de se maintenir toute l'année.

Dans le cas particulier des landes bretonnes, et en fonction des études portant sur les décomposeurs (BAILLOT, TREHEN, *com. pers.*), il semble important d'éviter le feu (procédé couramment utilisé en Grande-Bretagne) et d'utiliser uniquement la fauche, selon une périodicité qu'il reste à déterminer.

ÉTUDE COMPARÉE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DES MÂLES ET DES FEMELLES DE DIFFÉRENTES RACES AINSI QUE DES COUPLES MÈRE-JEUNE

Tous les régimes alimentaires des béliets des différentes races présentent une évolution similaire, quelles que soient les races, pendant toute la période d'étude (fig. 6 et tabl. 5).

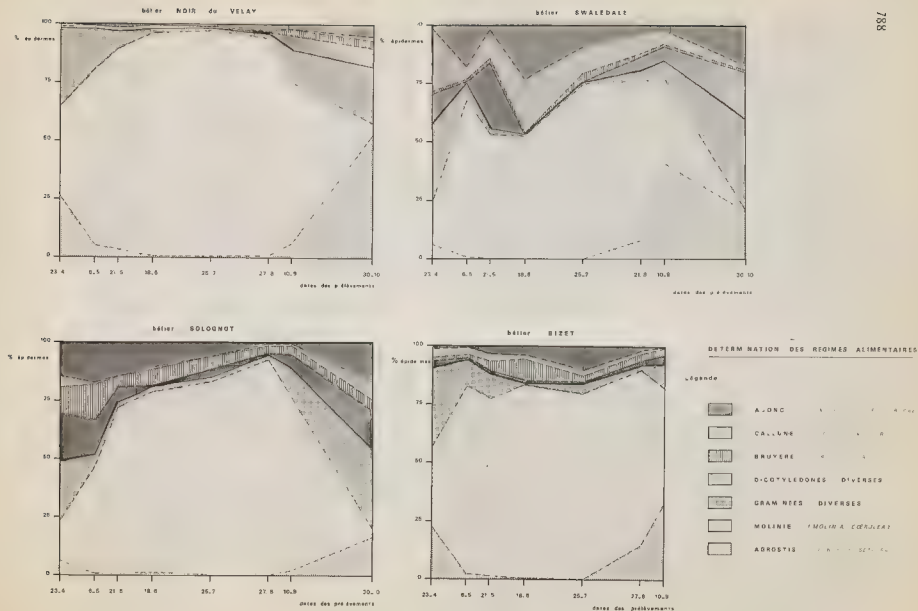


Fig. 6 — Détermination des régimes alimentaires des béliers de différentes races

Une analyse détaillée nous permet de montrer les faits suivants, mois après mois :

— A la date du 23 avril, les crottes sont composées de fragments végétaux appartenant à toutes les espèces potentiellement consommables, et ceci dans des proportions non négligeables. Comme dans beaucoup de cas, cette diversité importante se traduit par l'absence de dominance réelle d'un végétal particulier.

— Dès le mois de mai, on peut noter un pourcentage extraordinairement élevé de fragments d'épidermes caractéristiques de la Molinie. Cette consommation accrue s'accompagne de la disparition progressive des autres Graminées. Par contre, les prises de dicotylédones se maintiennent et les pourcentages d'épidermes ne varient pas.

— Au mois d'août, la proportion des épidermes de Graminées atteint pour tous des valeurs très élevées : 80 à 95 % d'épidermes.

— A la fin de l'été, le flétrissement de la Molinie se traduit par une non-consommation par les moutons.

Par contre, en raison de la plus grande pérennité des parties vertes, les Fétuques, Agrostis et Danthonies continuent à être prélevées et se comportent alors comme des Graminées relai ou de substitution. Les pourcentages d'épidermes de ces graminées classées dans les « diverses » évoluent de façon très sensible (à l'exception du béliet Swaledale) (tabl.4).

TABLEAU 4

Race	Juillet	Septembre-octobre	% épidermes graminées
Noir du Velay	4 %	11 %	
Solognot	5,5 %	11 %	
Swaledale	19,5 %	15 %	
"Ouessant"	17 %	23,5 %	

— En octobre, les proportions d'épidermes de dicotylédones et de Graminées diverses sont équilibrées. Ces dernières, en remplaçant la Molinie ne jouent

TABLEAU 5

Evolution saisonnière du rapport graminées-dicotylédones pour les régimes alimentaires des béliers de toutes races.

% épidermes graminées et R		23.4	6.5	21.5	18.6	25.7	27.8	10.9	30.10
Bizet	%	90,5	94	88	84	84	92	92,5	—
	R	9,5	15,6	7,3	5,2	5,2	7,6	12,3	
Noir du Velay	%	98	98	97	98	98,5	96	89	82
	R	49	49	32,3	49	65,6	24	8	4,5
Solognot	%	49	52	74,5	81	85	85	94,5	89
	R	0,96	1,08	2,9	4,2	5,6	17,2	8	1,2
Swaledale	%	57,5	75	56	53,5	75,5	80,5	85	59,5
	R	1,35	3	1,2	1,1	3	4,1	5,6	1,4
"Ouessant"	%	84	93,5	94,5	74	97	83	76,5	69,5
	R	5,2	14,3	17,1	2,8	32,3	4,8	3,2	2,2

pas le même rôle attractif et nutritif : leur teneur en cellulose est particulièrement élevée et leur distribution spatiale beaucoup plus dispersée. Aussi les moutons, pour obtenir la quantité de nourriture nécessaire au remplissage de leur estomac, doivent ingérer des aliments celluloseux et encombrants. Ceci pourrait expliquer, en partie, l'augmentation des fragments des Ajoncs et des Bruyères dans les fèces du mois d'octobre.

Mais il se peut également que cette hausse des pourcentages d'épidermes de dicotylédones traduise une adaptation progressive des moutons à une alimentation hivernale à base de végétaux ligneux, les seuls à présenter une pérennité presque totale.

Il est important de constater que les individus qui manifestaient le régime estival le plus fortement graminéen présentent en octobre un régime évoluant toujours dans ce sens. Nous pouvons comparer les pourcentages d'épidermes de Graminées (Molinie, Agrostis et graminées diverses) des béliers Noir du Velay et Swaledale :

TABLEAU 6

Race	Juillet	Octobre	% épidermes graminées
Noir du Velay	98,5 %	82 %	
Swaledale	75,5 %	59,5 %	

Le rapport R de juillet, relativement semblable pour les deux béliers, devient très différent au mois d'octobre.

Les différences très nettes observées entre les régimes alimentaires des béliers permettent de les scinder en deux groupes :

— ceux dont le régime est très fortement graminéen pendant les 8 mois étudiés. Le rapport R (monocotylédones/dicotylédones) reste proche de 4 ou plus toute l'année. (% épidermes de graminées supérieur à 80) :

• Béliers Bizet, Noir du Velay, Ouessantin ;

— ceux dont le régime est plus équilibré entre végétaux de toutes sortes à certaines périodes de l'année :

— à la fin de l'hiver et en automne : $R = 1$,

— en période estivale : $R > 5$:

• Béliers Swaledale et Solognot.

Ces résultats confirment les observations comportementales effectuées parallèlement.

En ce qui concerne les femelles, on doit noter que leurs régimes alimentaires sont variés, les épidermes des principaux végétaux de la lande étant bien représentés dans les 4 cas considérés (tabl. 7, fig. 7).

TABLEAU 7

Evolution du régime alimentaire hivernal des 4 brebis étudiées et variations du rapport R.

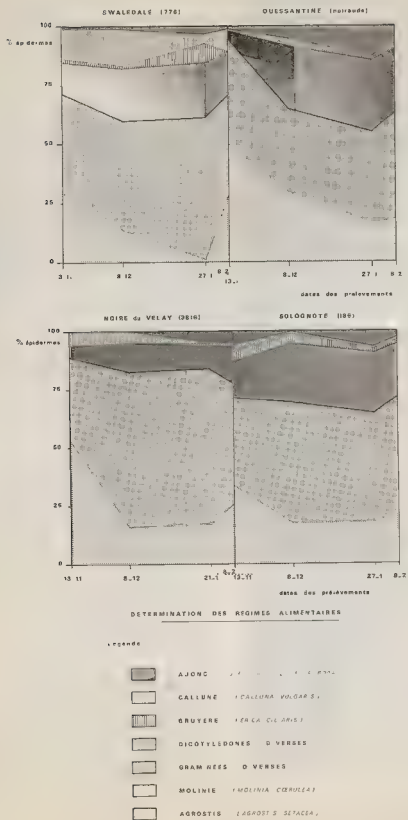
% épiermes graminées et R		13 11	9 12	27 1	8.2
Noir du Velay	%	89 %	82,5 %	83,5 %	77,5 %
	R	8.09	4,7	5,06	3,4
Solognot	%	71 %	69 %	64,5 %	71,5 %
	R	2,45	2,2	1,8	3,04
Swaledale	%	71,5 %	59,5 %	61 %	70,5 %
	R	3,04	1,47	1,56	2,4
"Ouessant"	%	94 %	64,5 %	55 %	63 %
	R	15,6	1,8	1,2	1,7

Nous constatons cependant que :

— la dominance est toujours graminéenne, même au cœur de l'hiver ($R > 1$). Les régimes des brebis Solognot, Swaledale et Ouessant in sont très semblables. Seule la brebis Noir du Velay se distingue par une consommation toujours très fortement graminéenne jusqu'en janvier ($R = 4$) ;

— la proportion d'Agrostis, importante en novembre, régresse dès décembre. Ce végétal est remplacé par les autres Graminées de la lande (Fétuque, Danthonie), ce qui permet le maintien du rapport $R = Mo/Di$;

— la consommation des dicotylédones est variée et la proportion d'épidermes de plantes diverses (Cirse, Bruyère cendrée, Lierre, Houx, etc.) est importante. Elle traduit le brouillage très sélectif de ces



brebis et la recherche des feuilles vertes toujours attractives et, comparativement, plus appétantes que celles des Ajoncs et Callunes.

Seule la brebis Swaledale sélectionne ce dernier végétal, ce qui est en rapport avec ses « expériences » antérieures (pâturage comportant de la Callune dans son pays d'origine).

L'ensemble de ces résultats, relatifs aux régimes alimentaires des mâles et femelles de toutes races, permet de confirmer les constatations éthologiques :

— la différence entre les 5 races se précise à travers leur évolution saisonnière de prises alimentaires;

— deux races développent des consommations qui s'adaptent à la phénologie de la végétation, et donc au caractère pérenne et annuel des différentes plantes : *Ce sont les animaux Swaledale et Solognot;*

— deux races paraissent beaucoup moins sensibles à ces variations saisonnières de la qualité alimentaire de la végétation et semblent liées essentiellement aux monocotylédones :

Noir du Velay, et sans doute Bizet. (La mort d'une partie du troupeau par inadaptation (?) à la lande actuelle ne nous a pas permis de confirmer la tendance générale manifestée par le bélier pendant la période estivale).

— La souche *Ouessantine* est intermédiaire entre les 4 races précédentes. Très sensible à la végétation graminéenne estivale, elle est cependant capable de sélectionner les dicotylédones en régime hivernal.

Un régime alimentaire équilibré entre monocotylédones et dicotylédones à certaines périodes critiques de l'année peut être considéré comme une meilleure réaction de l'individu en milieu hétérogène. Elle se traduit par une adaptation plus rapide des moutons à des conditions nouvelles de l'environnement.

L'observation des couples mère-jeune des races Ouessant, Bizet, Noir du Velay et Swaledale permet d'énoncer les constatations suivantes (tableau 8 et figure 8) :

— consommation estivale à dominance molinéc-

ne, avec des valeurs plus ou moins élevées : 70 % à 90 % d'épidermes durant l'été;

— diminution des prises de cette graminée, dès la fin de l'été, quand les feuilles deviennent fortement cellulósiques et desséchées (cf. cycle de croissance);

— à cette même période, l'augmentation de la consommation des Graminées diverses (*Agrostis*, *Fétuque*, *Danthonie*, *Houlque*, etc.) s'oppose à celle des dicotylédones. Il s'ensuit que la proportion des Graminées et des non Graminées n'évolue pas;

— au cœur de l'automne, les régimes alimentaires sont toujours à dominance graminéenne, pour l'ensemble des animaux considérés;

— les jeunes suivent une évolution alimentaire, après le sevrage, tout à fait semblable à celle des adultes, qu'ils soient mâles ou femelles.

La similitude des régimes des brebis et de leur jeune, dans chaque cas étudié, permet de distinguer deux grandes classes :

— *Individus dont le régime alimentaire est à forte dominance graminéenne* : $R = Mo/Di = 5$ toute l'année :

Il s'agit des races Bizet, Noir du Velay et de la souche Ouessantine (cf. fig. 9 relative uniquement au Noir du Velay).

Les pourcentages d'épidermes de Graminées varient très peu entre l'été et l'automne, par suite du remplacement des prises de la Molinie par celles d'autres Graminées, présentes dans les associations végétales des enclos.

Nous constaterons que les végétaux ligneux sont représentés tout au long de l'été.

Les pourcentages sont très faibles (4 à 6 %), mais ils sont significatifs d'une consommation continue et régulière. Celle-ci augmente, au mois d'octobre, pour atteindre des valeurs de 13 à 23 % (plus élevées pour les mères que pour les jeunes). Ce type de régime alimentaire coïncide exactement avec ceux des béliers de même race (cf. chapitre précédent).

Quels que soient l'âge et le sexe des individus étudiés, pour ces trois races, leur régime alimentaire évolue d'une façon identique au cours des saisons

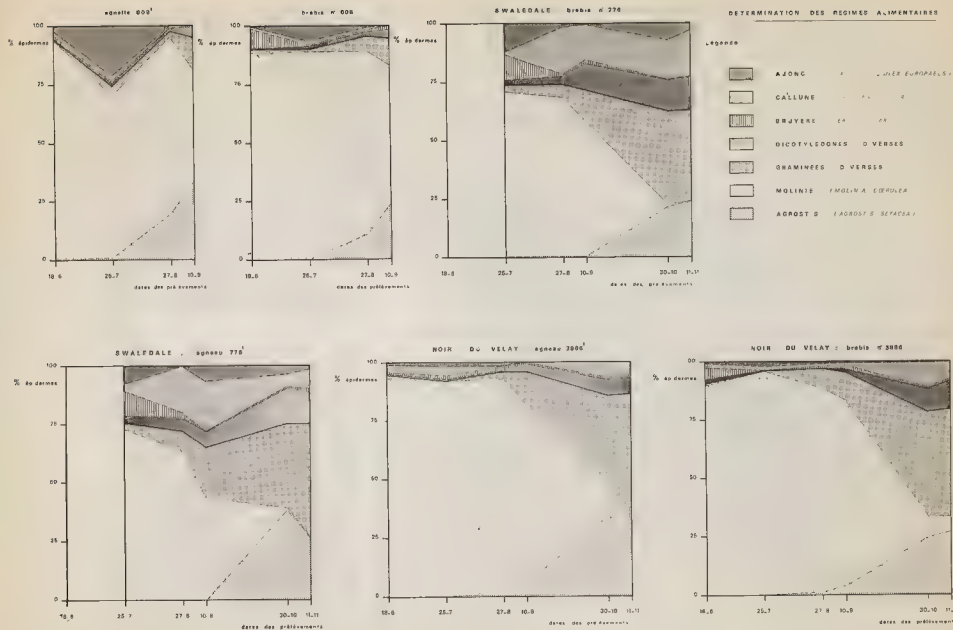


FIG. 8. — Etude comparée du régime alimentaire d'été-automne de 4 femelles et leurs agneaux.

TABLEAU 8
Evolution saisonnière du régime alimentaire des mères
et des jeunes de toutes races. Variations de R.

% épidermes de graminées et R		18.6	25.7	27.8	10.9	30.10	13.11
Bizet	% mère	90 %	90 %	95.5 %	94.5 %		
	R	9	9	21.2	17.1		
	% jeune	94 %	74.5 %	97.5 %	95 %		
	R	15.6	2.9	39	19		
Noir du Velay	% mère	90.5 %	96 %	96 %	95.5 %	78.5 %	79.5 %
	R	9.5	24	24	21.2	3.6	3.8
	% jeune	94.5 %	92 %	97 %	96 %	85.5 %	86.5 %
	R	17.1	11.5	32.3	24	5.9	6.4
Swaledale	% mère		74 %	74 %	71.5 %	62.5 %	63 %
	R		2.6	2.8	2.5	1.6	1.7
	% jeune	—	75.5 %	72 %	65 %	75 %	75 %
	R		3.08	2.5	1.86	3	3
"Ouessant"	% mère	83.5 %	—	97 %	93.5 %	—	76.5 %
	R	5.06		32.3	14.3		3.2
	% jeune	86.5 %	—	95 %	95 %	—	87.5 %
	R	6.4		19	19		7

considérées dans l'expérience (printemps, été, automne) :

— Individus dont le régime alimentaire est plus varié toute l'année, avec consommation permanente de dicotylédones : $R = Mo/Di$ toujours inférieur à 4 :

Race Swaledale (fig. 9 c).

La mère et le jeune suivent la même évolution dans leur alimentation estivale, avec une consommation continue d'Ajonc et de Callune.

A l'automne, le régime du jeune est plus graminéen que celui de la mère : après le dessèchement de la Molinie, l'agneau développe une consommation plus importante des diverses autres Graminées.

Ceci peut être dû à un choix préférentiel du jeune envers les végétaux non lignifiés, donc les plus ten-

dres. Cette distinction traduit une appétence particulière de l'animal, des possibilités réduites de broyage des tiges ligneuses des dicotylédones de la lande, ou encore des exigences physiologiques différentes de celles de la brebis, en début de gestation à cette époque.

Les deux régimes, mère et jeune, correspondent à celui du bélier Swaledale :

— même type de répartition équilibrée entre les pourcentages d'épidermes de Graminées et de dicotylédones tout au long de la consommation estivale.

Les principaux résultats obtenus par cette méthode coprologique peuvent se résumer ainsi :

— grande similitude des régimes alimentaires entre les brebis et les agneaux d'une même race ;

— plus grande diversité du régime des jeunes.

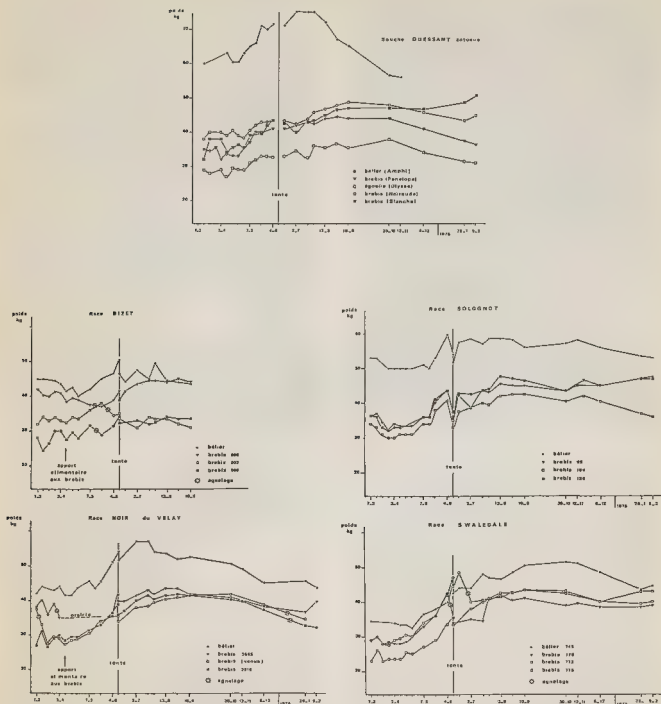


FIG. 9. — Evolution pondérale des individus mâles et femelles de chaque race.

avec des préférences individuelles très nettes lorsque le choix du matériel végétal est très grand, suite à l'absence de matériel tendre et attractif;

— correspondance exacte entre le régime de tous les individus, mâle, femelle et agneau d'une même race. Elle traduit une sélection des végétaux indépendante du sexe et de l'âge, mais non de la race. Elle prouve ainsi l'importance des consommations antérieures de la brebis sur le choix sélectif du jeune.

Ces constatations, qui coïncident avec celles des divers auteurs anglais, permettent d'envisager des exploitations rationnelles de la lande des Monts d'Arrée par des troupes de jeunes conditionnés par des parents déjà adaptés à cette végétation.

VARIATIONS ANNUELLES DU POIDS VIF DES ADULTES

Les fluctuations pondérales apportant les meilleurs éléments d'appréciation zootechniques de succès ou non d'un élevage, nous avons tracé les courbes des évolutions pondérales des 4 individus choisis par race (fig. 9 a, 9 b et 9 c).

Bizet	Noir du Velay	Solognot	Swaledale	Ouessantune
<i>La chute des poids estivaux traduit la non adaptation des individus de cette race.</i>	<i>Gain de poids estival mais le régime hivernal est insuffisant pour les brebis gestantes.</i>	<i>Très bonne adaptation permanente aux variations saisonnières de la lande → maintien des poids et entretien des brebis gestantes pendant l'hiver.</i>		<i>Adaptation estivale et hivernale pour les individus jeunes. Les plus de 5 ans ne résistent pas</i>

Après trois années d'études effectuées sur de petits effectifs d'ovins appartenant soit à la race non fixée « Ouessant actuel », soit à quatre races rustiques (trois françaises, une anglaise), il nous paraît normal, en fonction des résultats acquis, de tirer les conclusions suivantes :

— Toutes les races choisies, à l'exception de la race « Bizet », peuvent vivre dans les conditions trophiques et climatiques des Monts d'Arrée.

— L'hétérogénéité de la lande est un des facteurs qui favorise une vie annuelle des moutons en plein-

Toutes ces courbes présentent une allure générale identique :

- palier ou chute hivernale;
- croissance printanière liée à l'augmentation d'une biomasse végétale intéressante sur le plan qualitatif et quantitatif;
- maintien ou croissance estivale;
- chute automnale ou maintien selon les individus et leur sexe;
- maintien hivernal chez les mâles, évolution pondérale ou non chez les brebis, selon leur état de gestation.

Cependant, nous avons noté de nombreuses variations modifiant cette évolution pondérale théorique. Leurs causes sont multiples. Parmi elles, nous devons distinguer au moins :

- la race,
- l'âge, le sexe, l'époque du sevrage, l'apprentissage...,
- la tonte.

En fonction de l'objectif poursuivi, à savoir déterminer les possibilités d'adaptation des différentes races à la lande pendant toute l'année, nous pouvons résumer les principales conclusions tirées de l'examen des courbes dans le tableau, ci-après :

air, avec une consommation graminéenne de printemps et d'été, et une consommation de dicotylédones pendant l'hiver.

— L'évolution annuelle du rapport graminée/dicotylédone traduisant le comportement alimentaire global est un excellent indice de rusticité.

— L'étude qualitative des régimes alimentaires effectuée par une méthode non perturbante (méthode d'analyse des éjectats) a mis en évidence, dans chaque type racial, une grande analogie dans le choix saisonnier des végétaux indépendamment de l'âge et

du sexe des individus.

— La végétation de la lande équivalant généralement à un foin de moyenne qualité, permet aux brebis à l'entretien d'effectuer des réserves estivales utilisables jusqu'à l'hiver.

— L'agnelage d'avril produit des agneaux bénéficiant d'une bonne lactation et d'un sevrage équilibré. La capacité laitière des brebis « Noir du Velay » permet d'obtenir des agneaux précoces alors que les jeunes issus de races plus rustiques (Solognot et Swaledale) ont une croissance plus lente.

Ces faits nous permettent de conclure que les landes actuelles des Monts d'Arrée sont capables de nourrir des moutons de races rustiques pendant toute l'année, sans supplémentation : « *l'élevage du mouton peut être considéré comme l'une des bonnes solutions envisageables dans le cadre d'une revalorisation des landes de l'Arrée et du maintien d'un paysage typique* ».

En fonction de la conclusion précédente, il nous paraît néanmoins important de souligner certains points qui permettront de mieux comprendre les précautions à prendre pour définir une conduite de troupeaux rationnelle, et situer les limites d'utilisation d'une zone d'inculture.

Il faut noter tout d'abord que ce que nous avons écrit ne concerne que la lande armoricaine. Cela veut dire que toute zone d'inculture, même équilibrée sur le plan du rapport graminée/dicotylédone, n'est pas forcément apte à recevoir des troupeaux pendant toute l'année. C'est le cas, en particulier, dans les régions pré-montagneuses où la couverture neigeuse hivernale impose une conduite de troupeaux marquée par une stabulation en bergerie pendant l'hiver, avec mise en réserve au moins de fourrage, et surtout un régime alimentaire à graminées dominantes « lié à la période d'utilisation du milieu et non pas à la composition de sa végétation ». Cela veut dire que dans un tel milieu, il est possible de laisser s'installer un déséquilibre mouton-végétation par une charge importante (se traduisant par un renforcement du tapis graminéen au détriment de la végétation arbustive), sans compromettre à long terme les possibilités d'élevage.

Tel n'est pas le cas dans les Monts d'Arrée : en effet, il faut savoir que dans les conditions pédologiques de cette région, la présence de végétaux ligneux ne constitue pas seulement une possibilité trophique pendant l'hiver, mais également un apport indispensable à l'équilibre minéral du mouton (cf. composition minérale des végétaux de la lande). Cela souligne également l'importance du climat dans le succès de l'expérience d'élevage entreprise. En effet, il faut se rappeler que l'analyse du comportement alimentaire nous a permis de constater, qu'en dehors de la période hivernale, les Ericacées et les Légumineuses de la lande peuvent être consommées par temps de pluie ou de brouillard, et pratiquement chaque jour, tôt le matin ou tard le soir « en raison de l'abondance de la rosée dans cette région ». Ces faits confirment les observations de quelques auteurs anglais, et semblent montrer que ce n'est pas obligatoirement l'absence de végétaux graminéens qui impose à certaines races de moutons rustiques l'obligation de consommer des dicotylédones pendant l'hiver, mais que le choix résulte peut-être de la présence de « végétaux ligneux humides ».

C'est, semble-t-il cette possibilité d'usage « permanent » d'Ericacées et de Légumineuses qui permet d'éviter un régime carencé.

Cette nécessaire présence simultanée de Graminées et de végétaux ligneux conduit à plusieurs remarques. En effet, les études des botanistes du G.E.L.A., et en particulier de CLÉMENT (1976) montrent que « *lorsque la lande est jeune (moins de trois ans), sa physionomie est celle d'une prairie à Graminées, car la Molinie et l'Agrostis recouvrent plus de 75 % de la surface du sol; la hauteur moyenne ne dépasse pas 30 cm. Au-delà de trois ans et jusqu'à sept ou huit ans, ce sont les Bruyères qui dominent; les Graminées sont encore abondantes, mais masquées par le développement des Ericacées. La lande est dense et sa hauteur moyenne atteint 50 à 60 cm. C'est à partir de huit à neuf ans que les Ajoncs se développent le plus rapidement. La hauteur peut atteindre dans les stades âgés (vers quinze ans et au-delà) largement plus d'un mètre. La physionomie de la lande s'apparente alors à celle d'un fourré dense très difficilement pénétrable* ».

Il convient donc, si l'on veut utiliser au mieux l'Arrée, de tenir compte de ces étapes successives de l'évolution de la végétation, ce qui implique que la production de moutons et le maintien d'un paysage typique passent par un élevage conduit dans les landes âgées de cinq à huit, dix ans maximum, la charge devant être calculée de façon à bloquer la lande à ce stade. Toute surcharge conduisant à une dominance graminéenne est susceptible d'entraîner à plus ou moins long terme un régime carencé dont les conséquences seraient l'échec de la relance de l'élevage ovin.

Cela veut-il dire que seul ce type d'élevage doit être développé ? Nous ne le pensons pas. Nous croyons au contraire qu'une partie des landes mésophiles qui se trouvent bloquées à un stade jeune, donc graminéen, par le fauchage périodique de la litière, ou après incendie, peuvent être également utilisées. Mais cela implique alors obligatoirement :

- Une fertilisation, CLÉMENT (1976) ayant montré que certaines Graminées pouvaient renforcer leur potentiel minéral par ce biais.

- Une conduite de troupeaux différente avec stabulation hivernale et complémentation.

- La troisième alternative intéressante, uniquement dans le cas où des territoires importants seraient dévolus à l'élevage peut être le semi-nomadisme : les troupeaux pouvant utiliser tous les types de landes, ou compensant la médiocrité de certaines et les carences prévisibles par des déplacements sous la conduite de bergers.

Enfin, n'oublions pas que, dans certains cas très limités, comme le montre une expérience actuellement en cours, il est peut-être possible de faire cohabiter porc et mouton en élevage intensif, le lisier des premiers permettant de produire deux espèces de Fétuques (une précoce, une tardive) sur un sol de landes préalablement rotovatoré.

Cet ensemble de propositions montre à l'évidence que la relance de l'élevage ovin dans l'Arrée est possible, la conduite du troupeau dépendant des objectifs fixés (maintien ou non d'un paysage de landes), mais qu'elle ne peut se faire sans une gestion rationnelle de l'espace (problème du foncier et

de la voirie), mais également du milieu naturel, ce qui ne peut être fait que par des gens compétents.

À la suite de cette étude, il apparaît que beaucoup de recherches restent encore à entreprendre, les unes appliquées, les autres plus fondamentales

Sur le plan appliqué, il nous semble qu'un effort particulier devrait être entrepris dans deux directions :

- Estimation précise des charges permises en fonction de différents objectifs.

- Analyse générale de l'utilisation du milieu par un troupeau important sur une zone de 200 à 300 hectares.

Sur le plan fondamental, le problème consommation-assimilation-croissance mérite d'être étudié plus à fond. Il est certain en effet, que les ruminants sont des phytophages qui, dans certaines limites, sont plus proches des décomposeurs que de certains consommateurs primaires, dans la mesure où ils assimilent des végétaux déjà transformés ou des produits résultant de cette transformation, ainsi que des cadavres de microorganismes responsables de cette première phase de « décomposition ». Or, les variations de la qualité des végétaux ingérés, et en particulier de la teneur en lignine et cellulose, influent considérablement sur la composition de la microflore et de la microfaune ruminale, donc sur l'efficacité de la transformation et sur les possibilités d'assimilation. Une telle remarque remet en cause l'efficacité de la méthode de détermination *in vitro* de la digestibilité des plantes par une méthode standardisée. De nombreuses études restent à faire dans ce domaine.

Enfin, nous pensons que par l'intermédiaire de la coprologie, nous devons aboutir à une quantification relativement précise de la consommation par l'intermédiaire des analyses de silice

Il ne nous était malheureusement pas possible d'entreprendre une telle étude en raison de l'éloignement du laboratoire.

**

En résumé, nous avons apporté la preuve que l'élevage du mouton pouvait devenir une réalité dans toute la zone des Monts d'Arrée. Néanmoins, nous

désirons souligner que, en tant qu'écologistes soucieux de maintenir ou d'accroître la diversité maximale d'une microrégion, notre réponse à la question posée : « Existe-t-il une alternative au boisement des Monts d'Arrée ? » n'est pas : « Oui, l'élevage ». En effet, nous considérons que tout le secteur « terre cultivable » n'a pas été assez prospecté et que, même en ce qui concerne l'élevage, il serait dommage de s'en tenir aux seuls moutons. Cela veut dire que, pour nous, les Monts d'Arrée redeviendront une région équilibrée le jour où des efforts conjoints permettront de retrouver un équilibre agro-silvo-pastoral, seul moyen de maintenir la vie dans une région qui ne peut se passer des hommes.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAPMAN (S.B.), HIBBIE (J.) et RAFAREL (C.R.), 1975 — Net aerial production by *Calluna vulgaris* on lowland heath in Britain. *J. Ecol.*, **63**, 233-258.
- CHAPUIS (J.L.), 1976. — Contribution à l'étude du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* L. et particulièrement de son régime alimentaire. Univ. de Rennes, D.E.A.
- CHAPUIS (J.L.), LEFEUVRE (J.C.), 1980. — Evolution saisonnière du régime alimentaire du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* L., en lande : résultats de deux ans d'analyse. *Bull. Soc. Ecologie*. N° spécial.
- CHEROUVRIER (A.), 1973. — Essai de détermination du régime alimentaire d'organismes graminivores à l'aide des phytolithes siliceux. D.E.A., 69.
- CHEROUVRIER (A.), GUEGUEN (A.) et LEFEUVRE (J.C.), 1975. — Essai de détermination du régime alimentaire d'animaux herbivores à l'aide des phytolithes siliceux des Graminées et des Cyperacées. Description, après étude en microscopie électronique à balayage, des principaux types de phytolithes rencontrés. *C.R. Acad. Sci., Paris*, **281** (22 septembre 1975).
- CLÉMENT (B.), 1976. — Impact de l'élevage sur la végétation des landes des Monts d'Arrée. Documents G.E.L.A., Univ. de Rennes, 39 p.
- CLÉMENT (B.), 1978. — Contribution à l'étude phytocécologique des Monts d'Arrée. Organisation et cartographie des biocénoses. Evolution et productivité des landes. Univ. de Rennes, Thèse 3^e cycle, 260 p.
- FAGGION (M.H.), 1974. — Comparaison des techniques utilisées pour l'identification des débris végétaux contenus dans les fèces des herbivores sauvages. D.E.A., Toulouse.
- FORGEARD (F.), 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. Rennes. Thèse 3^e cycle, 246.
- GLOAGUEN (J.C.), TOUFFET (J.). — La végétation des landes des Monts d'Arrée. Coll. Phytosociol. II. — La végétation des landes d'Europe occidentale. Lille 1973, Cramer J., Vaduz, pp. 225-236.
- LECLERC (B.) et LECRIVAIN (E.), 1975. — Contribution à une étude éthologique comparée de 5 races de moutons sur les landes du Parc d'Armorique. Mémoire D.E.A., Université de Rennes, 62 p.
- LEFEUVRE (J.C.), 1980. — Possibilité d'élevage de moutons de race rustique dans les landes des Monts d'Arrée. I. — Considérations générales. *Bull. Soc. Ecologie*, N° spécial Lande.
- ROBERTSON (R.), DAVIES (G.E.), 1965. — Quantities of plant nutrients in heather ecosystems. *J. Appl. Ecol.*, **2**, 211-219.
- RODDE (C.), 1974. — Impact d'un troupeau expérimental de moutons sur la lande des Monts d'Arrée. Mémoire D.E.A. Université de Rennes, 90 p.
- RODDE (C.), 1977. — Contribution à l'étude du régime alimentaire d'un phytophage domestique (*Ovis aries* L.) élevé en zone d'inculture (les landes de l'Arrée). Thèse 3^e cycle, Univ. de Rennes, 261 p.

CONCLUDING REMARKS

par le P^r GREIG-SMITH

Président de la Société Britannique d'Ecologie
School of Plant Biology, University College of North Wales, Bangor Gwynedd LL57 2UW

In trying to summarise the discussions we have had I am in some difficulty as I have never worked on heathland; but there may be a compensating advantage – I can perhaps take a more detached view. I must acknowledge the help I have had from some of my colleagues in preparing these remarks, but I take full responsibility for them.

The theme of the meeting has been 'heathland and moorland', but difficulties of terminology were touched on by Professor Gimingham in his opening address and soon became apparent. In English, 'heath' and 'moorland' are part of the language and have different meanings in different parts of the country. I suspect that there is a similar difficulty in French with 'landes' and 'broyères'. It is not practicable to narrow down the meaning of such terms scientifically when they are part of everyday language. Many ecologists and geographers have attempted to define them more precisely but unfortunately different individuals have defined them in different ways. Ecologists working on wetlands, where there is a series of terms – swamp, bog, fen, carr, etc. – which are again part of everyday speech, have met a similar difficulty. This has led them to use a neutral term 'mire' and attach to it suitable qualifying adjectives for different types of wetland. Perhaps something similar should be done in devising a terminology for different kinds of heath.

Why should heathland be studied? How can we justify the financial support we all, to a greater or lesser extent, receive to enable us to carry out research? There are a number of good reasons why

heathland should be studied. 1) There is the obvious academic reason, as there is for studying any natural phenomenon. 2) There are economic reasons. For example, in Scotland, as we have heard, there are very large areas dominated by *Calluna* and these areas must be put to practical use. 3) There are conservation reasons and these are not only scientific. We ought to preserve an 'outdoor museum' of kinds of vegetation and its associated animals that have formerly been more widespread for the same reason that we preserve historic buildings, old records, etc. – they are part of our heritage. 4) There is interest in the use of heathland for recreation. This raises the question whether heaths are really suitable for recreation. But, as one of my colleagues has pointed out, an area can serve a recreational or, more broadly, an amenity function without the user actually entering it. You can walk along a road and enjoy the sight of *Calluna* although you might not enjoy walking through tall *Calluna*.

We have all greatly enjoyed this meeting, but we should also consider what we have gained in scientific understanding. One feature that has become clear is that there is a similar range of heathland types in Great Britain and in Brittany but they occur in very different proportions. In Great Britain there is relatively little coastal heathland, in Brittany a great deal more. On the other hand, in Great Britain we have a great deal more nearly pure *Calluna* community than in Brittany. On our side we now have a clearer understanding of the kinds of communities you are working on. It is not always easy from a

published paper to visualise the vegetation referred to and I think we shall find we have gained a great deal in this way from what we have heard and, especially, from what we have seen in the field. We have both gained from learning more about the approaches that are being used in the study of heathland in our two countries. We have been very impressed by the wide range of expertise that is being applied to the study of heathland here in Brittany and the evident integration between plant and animal ecologists.

I think it is clear that in France you know the range of communities that are available much better than we do in Great Britain. You have described the diversity of heathland in a way that we have not done in Great Britain, though in Great Britain a considerable amount of phytosociological work on *Calluna* communities has been done. Last year the Nature Conservancy Council produced the *Nature Conservation Review*, which is still little more than an account of sites of potential ecological interest. We have in progress a National Vegetation Survey and we hope that this will go some way towards putting on record the range of vegetation in general in Great Britain. It has been a frequent complaint of many European ecologists that British ecologists never describe adequately the ecosystems they work on. This complaint is to a considerable extent justified and reflects the historical development of plant ecology in Great Britain. From the early days of the subject interest was in the functioning of a community, often chosen simply as one example, rather than in trying to assess the diversity of communities and the reasons for this diversity. One has only to think of British ecologists such as Tansley to recognise how interest was concentrated on interactions within one community rather than on comparison between communities. In the limited context of heathland we may contrast British work on upland heathland with that on lowland heathland. Upland heathland is very extensive and hence considerations of management as a resource are very important. Because it occupies a very large area, it cannot be considered as a museum piece. This contrasts with work on the lowland communities, parti-

cularly in southern England, which are limited and decreasing in extent and are managed and worked on with objectives that, apart from the purely academic, are not always clear. The IBP, with its emphasis on productivity studies, has had an influence on recent work on lowland heaths that, in retrospect, has not been altogether profitable.

I have talked so far in terms of vegetation, but what of the animal component of the heathland community? As a botanist, the study of animal ecology always seems to me to be very difficult to carry out. There is the enormous diversity of animals compared with the diversity of plants and there are greater difficulties of sampling. There are all the difficulties that go with the mobility of animals and there are also taxonomic difficulties, though these do occur with some of the lower plants, e.g. soil fungi and bacteria. With the great diversity of animal species in one community, animal ecologists are forced to work on a limited range of organisms only. They cannot look at the whole fauna of a community in the way that a plant ecologist can look at the whole flora. It follows that any advance is really dependent on a number of workers studying the same site, and we have been impressed by the way this is being done in Brittany. We have seen the same advantages of concentrating on a limited area in the studies at Moor House Nature Reserve which have been mentioned from time to time. It is worth emphasising how much any integrated study of the animals of an ecosystem depends on one enthusiast having the initiative and drive to get a number of people working on the site.

The problems of diversity of organisms in what is quite a simple system raise the question of the current popularity of what is generally termed an 'ecosystem approach'. One school of thought maintains that all this worrying about individual species is really quite trivial, mere natural history, and that we must concentrate on the ecosystem. In one sense this is right – we must take an overall view – but, important as it is to study productivity and overall nutrient and energy cycling, this can only give a rather crude framework of understanding. It cannot

lead to complete understanding, particularly of such problems as the stability of an ecosystem.

One aspect which has been very much in my mind this week, though it has not been explicitly discussed, is the role of fire as an ecological factor. We have heard a good deal about fire as a management tool and as a catastrophe, but in heathland we are dealing with a community in which fire is a recurrent ecological factor. There are other vegetation types in which fire is an important recurrent factor, e.g. African savanna, and I wonder whether some useful insight might be gained by considering what has been done in such vegetation. To give one example, to an outsider an interesting question is how nitrogen levels are maintained in frequently burned communities. Other nutrients may go up as wind-borne ash, but they come down again whereas much of the nitrogen must go into a gaseous form and not be returned. It has only recently been realised what a considerable contribution blue-green algae make to the nitrogen economy of savanna. What part do blue-green algae play in heathlands and, more simply, is anything known about it? A helpful insight or an appropriate question to ask can often be obtained from results from quite different communities. There is a risk that we may get so involved with the particular species or community we are studying that we neglect the insight which may come from looking more broadly.

Management and conservation have figured prominently in our discussions. The essential feature here is that heathland is a man-made situation; if management alters, what happens to it? This is the practical question which those who study heathland are most likely to be asked. As we heard very clearly from M. Touffet's paper, heathland has generally been produced by a management system that is no longer practised and cannot be practised in the present-day context. It is worth emphasising the value of an historical approach to get an understanding of how heathlands have developed because this is an essential basis of their future management.

We have come up against the problem of defining objectives in management and conservation. Manage-

ment and conservation are necessarily linked because we are dealing with a man-made situation in which conservation must involve a very considerable element of management. Here we touch on broader issues than heathlands alone. Management has to be carried out against a political background in terms of public decisions, and I think that there has been confusion, and still is confusion, about the part ecologists should play. Decisions on the objectives of management and conservation depend ultimately on public opinion and as ecologists we have as much right to a say as any other members of the public, but no more. Our views may be more informed but we cannot expect to have a privileged position in making the decisions. The ecologist's particular function is to say how the objectives can be achieved once a decision on them has been made. This is rather a frightening position to be in because we know all too little about how an ecosystem can be maintained in its present state and still less about how it can be changed in a particular direction. This has been clear from many of the papers we have heard. When we are asked for answers to these questions we are often forced to experiment at the same time as we try to carry out a policy; the work on the use of sheep as a management tool in Brittany is a good example of this difficulty.

An interesting contrast between the problems of conservation of lowland heaths in Great Britain and in Brittany has emerged. There appears to be less pressure so far on the heathlands in Brittany than there is in lowland England. We have been fortunate to have representatives from the Netherlands with us and they have made it clear that the pressure there is even more severe than it is in southern England. When we discuss questions of conservation internationally we need to remember that we are dealing with a gradient of urgency in these matters.

What of the future; what needs doing that is not yet being done? Greater synthesis of what is already known is needed, synthesis not only within countries but also between countries. We have all benefitted from the kind of interchange we have had here, but we have only referred in passing to the very extensive heathland areas of northern European and

Scandinavia. We need also to extend our knowledge of heathlands and heathland processes to a much more precise and detailed level before we can plan adequately for management. For example, as we heard from Mme Foustec, we need to know a great deal more about rooting behaviour. It is very much easier to see what is happening above ground than below ground, but the most important interactions may be taking place below ground rather than above ground. We need to know more about the ecology of individual species because the overall ecology of the community is the product of the interaction of the ecology of individual species. For example, we need to know more about seedling ecology because seedling establishment is often the critical point in the life cycle.

In conclusion, I will mention two other points which our discussions have brought to mind, though they are not specifically related to heathland.

We should not neglect the contribution our amateurs can make. We have heard references to the overall fauna and flora of heathland and it is this kind of information the amateurs can contribute. I should be interested to learn what amateur naturalists are contributing in France. In Great Britain a great deal of detailed information on distribution has come from members of such societies as the Botanical Society of the British Isles, which includes both professionals and amateurs and from whose work has resulted the *Atlas of the British Flora*. Similar work goes on for other groups, both plant and animal.

I mentioned earlier the educational value of heathlands. Education, not only education in the formal sense of teaching biology, but also education in the sense of influencing public opinion, is vital if the communities we study are to be maintained. Again, it would be interesting to hear what the position is in France. A very successful contribution to the education of public opinion in Great Britain has come from field study centres, which provide modest accommodation and laboratory facilities available to both professionals and amateurs and put on many courses designed for the interested amateur.

DISCUSSION AFTER PROFESSOR GREIG-SMITH'S SUMMING-UP

DIEMONT

We should define why we work on heathlands – conservationists and reserve managers often do not make clear to the scientist what their objectives are. In Holland some want maximum diversity, others to preserve a rare species. When the objectives are vaguely defined the problems for the scientist are increased.

GREIG-SMITH

Conservation objectives need to be defined very precisely before a management policy can be adopted. It is not the ecologist's job to define objectives.

DUFFEY

Lack of clear objectives is often a real problem but nature reserves are established for a great variety of reasons; some for entirely scientific purposes while others combine biological and amenity interests. This blend of interests sometimes makes it difficult for the conservationist to define his objectives precisely. Once the reserve has been established and the reasons defined it is the ecologist who must explain how the conservation interest can be maintained. It is often difficult to separate amenity considerations from biological values on a nature reserve but we should preserve flexibility in our objectives so that a variety of options are available. Management objectives may need to be varied from time to time.

Many of the points raised by Professor Greig-Smith need an answer from our French colleagues.

and one which is particularly interesting is the point about the Tansley approach to vegetation studies. On the continent, especially in France, the range of vegetation diversity is better known than in Great Britain, because of the long tradition of plant community taxonomy. This background should provide an excellent basis for producing a catalogue of important conservation areas but this has not been done yet, to my knowledge. We have in Great Britain the Nature Conservation Review, but I am not sure how widely it is known in Europe. It is basically a catalogue of sites, related to the overall knowledge of different ecosystems in Great Britain. We have produced this without knowing the total range of diversity of British vegetation. On the continent it should really be easy to produce a volume of this sort. Is this being thought about by French ecologists?

LEFEUVRE

The emphasis in recent years in France has been on the coastline. It was felt that the conservation of other areas such as moorland, heathland, forests, etc., did not require priority because they were not under pressure, whereas a great part of the Côte d'Azur has already been destroyed, and the developers now are turning their attention to Aquitaine, Vendée, Brittany and Normandy. This is the conservation priority, but it is time to take account of other areas apart from the coast. The problem is that there are not enough trained ecologists, and it is necessary to have links with amateurs to obtain information on nature conservation in all parts of France. This is difficult because one must find the right sort of amateur scientist with a good approach to the problem. Some have a tendency not to conserve nature but to attack the government. Therefore it is difficult to get a good survey over the whole of France. Other approaches have also been tried. We have created OPIE (Office for Ecological Information) to liaise between the professionals and amateurs in all parts of France. We have tried on the profes-

sional side to obtain an inventory of fauna and flora over the whole of France in collaboration with the amateurs. Examples of this work can be provided. They want not only to obtain data but also to obtain a measure of those parts of the country where there is no information. At present priority is given to conducting surveys of fauna and flora especially in those areas where little is known. This is only a beginning. This work emphasises the need for good taxonomists. We hope to convince the government of the need for more taxonomists if the survey is to succeed.

MALTBY

I would like to ask members present how detached ecologists should be with respect to the overall utilisation and conservation of heathland and moorland areas. We have heard a lot which has highlighted the problems and have seen in the case of southern heathlands in Britain, the tremendous rate of reduction of a very important habitat. The problem has been recognised by amateurs and interested people who make use of these areas. This came to a head in England recently at a Public Inquiry into the loss of moor and heathland on Exmoor. Afterwards legislation was brought before Parliament which suggests that Ministers should be empowered to make what is termed a Moorland Conservation Order, that is particular types of management would be allowed to go on, but fundamental changes would be forbidden. Unfortunately with the General Election and change of Government, it is not now clear what will happen. Should ecologists remain detached from these problems or should they add their views to those of the public? Should they not be doing more to add their weight to the arguments which would reinforce the needs of conservation?

MILLER

This question has not been adequately discussed. It is very easy and attractive for an ecologist to get on with his own work and wait for problems to be brought to him, for political decisions to be made. It would be irresponsible always to take this attitude. Because they have the specialist knowledge, ecologists ought to help define conservation needs more than do ordinary members of the public. In many ways, the split of the Nature Conservancy Council and Institute of Terrestrial Ecology has been detrimental to conservation in Britain.

MILES

I agree with Professor Greig-Smith who suggested that ecologists should be regarded as specialists and as such should not be able to influence policy decisions any more than any other member of the public. It is the ecologist's job to present facts and to suggest how management should be done. There is a very great danger in what Dr Maltby has advocated. When ecologists get very involved in matters of conservation, the distinctions between scientific objectivity and the value judgements which land managers must necessarily make can become blurred. In the past the two issues were becoming blurred in the Nature Conservancy. In many people's minds the ecologist and conservationist are still one and the same person.

MALTBY

I was asking for opinions on whether we should get involved, and if so on what level.

GREIG-SMITH

An ecologist acts on specialist knowledge, and will therefore be more prominent in discussions on conservation, but what is equally important is that he must split his mind as to when he is talking as a scientist and when as a conservationist. His training as a scientist does not give him any special qualification to make decisions in the general interest.

The Discussion was then closed.

We are honoured this morning by the presence of the President of the University of Rennes and I would like to invite him to say a few words to us.

PRESIDENT OF THE UNIVERSITY OF RENNES

I am very happy to tell you of the interest of the University in this Symposium. We are very honoured that the two Societies have chosen this Biological Station for their meeting which shows that the University of Rennes has a definite commitment to ecology. I am sorry not to have been here during the week, but you have found a natural place for discussion on vegetation and the animal world. I hope that the days that you have passed here will stimulate you to come again and continue relations between our two countries and ecological subjects.

(English summary).

GREIG-SMITH

It is now my duty somewhat regretfully to declare the formal proceedings of this conference closed. I would only add that on our part we have enjoyed and profited greatly from this week of meetings. We particularly appreciate the magnificent weather you have provided for us and we hope that when in due course we have a return visit, we may do as well.

ALLOCUTION DE CLOTURE DU COLLOQUE DE PAIMPONT SUR LES LANDES PRONONCÉE A LA MAIRIE DE RENNES LE 7 JUILLET 1979

par M. le Professeur Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE

*Directeur du Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle,
4, avenue du Petit Château, 91800 - Brunoy*

Monsieur le Maire, Monsieur le Président Greig-Smith, Chers participants du Colloque,

Je me fais une joie de clore, dans les salons somptueux de l'Hôtel de Ville de Rennes, Capitale de la Bretagne, un colloque aussi important et aussi passionnant que celui qui vient de se dérouler à la Station Biologique de Paimpont.

Croyez, Monsieur le Maire, que nous sommes très touchés de cette aimable invitation et profondément honorés des paroles de bienveillance que vous venez de prononcer. Je vous en remercie très sincèrement.

Les liens privilégiés que votre ville entretient avec Exeter font que vous avez déjà accueilli des amis anglais. Que cela devient une coutume ainsi que vous nous le rappeliez il y a quelques instants en soulignant combien vous souhaitiez voir continuer à se développer des relations de plus en plus étendues entre la « Grande Bretagne » et la Bretagne française.

Grâce à l'active équipe des écologistes bretons de l'Université de Rennes vous venez de franchir un nouveau pas dans le développement de ces relations car vous avez devant vous des représentants de toutes les régions d'Angleterre, la « British Ecological Society » regroupant tous les écologistes britanniques, et ils sont nombreux, de tout le territoire.

Monsieur le Maire, puisque j'en suis aux remerciements, permettez-moi de me tourner vers mon collègue le Professeur GREIG-SMITH et lui dire combien je suis heureux de voir réunies pour la première fois nos deux sociétés en un colloque qui fera date dans l'histoire de l'Ecologie de nos régions.

Grâce à la gentillesse de Monsieur le Docteur DUFFEY, grâce à sa persévérance, grâce à l'opiniâtreté de Monsieur le Professeur LEFEUVRE, qui depuis plusieurs années a tenté de faire coïncider l'organisation « intellectuelle » d'un tel colloque avec celle beaucoup plus difficile du financement d'une telle opération, ce Colloque sur les landes se réalise enfin ! C'était mon vœu le plus cher et je voudrais vous dire combien j'apprécie le fait que vous-même, Monsieur le Président, ayez jugé utile de vous déplacer dans une province qui m'est chère à plusieurs titres (je suis en fait Finistérien de cœur) d'être présent pendant toute la durée de ce colloque, et je me fais ici l'écho des organisateurs et des participants en vous remerciant d'avoir accepté de le présider. Nous en sommes tous très honorés. J'avoue que je suis particulièrement navré de n'avoir pu être là dès le début pour vous accueillir.

Monsieur le Professeur LEFEUVRE, qui est aussi le vice-Président de notre Société, vous a présenté nos excuses ainsi que celles de notre président Monsieur le Professeur RIOUX, retenu en mission à

l'étranger. Permettez-moi de vous les présenter à nouveau de vive voix ainsi qu'à tous les participants. Tous ceux qui connaissent mon attachement à l'équipe bretonne, les liens d'amitié qui m'unissent à Messieurs LEFEUVRE et TREHEN, l'intérêt que je porte à la Station Biologique de Paimpont qui a vu naître le premier enseignement de nombreux stages d'Ecologie générale en milieu terrestre et dulcaquicole, savent qu'il fallait vraiment des circonstances particulières pour que je ne puisse être présent dès le début.

Paimpont prend maintenant une place de choix non seulement dans la recherche mais dans l'enseignement continuant une belle tradition à laquelle sont attachés, entre autres, pour l'écologie marine, les noms de Roscoff et de Banyuls.

Monsieur le Président, je pense que vous serez d'accord avec moi pour que nous associions dans un même éloge le Docteur DUFFEY et le Professeur LEFEUVRE. Comme je le rappelais tout à l'heure c'est grâce à eux que ce colloque a pu avoir lieu. Qu'ils en soient fiers : tous les échos que j'ai pu recueillir auprès des participants tant britanniques que français ou hollandais sont unanimes : ce colloque est une réussite.

Il est difficile de remercier tous ceux qui de près ou de loin ont participé à cette réussite. Permettez-moi néanmoins d'adresser en votre nom à tous des remerciements très sincères au Maître de maison, à Monsieur le Professeur TREHEN qui a su vous accueillir pendant plusieurs jours au sein de la magnifique forêt de Brocéliande. Nous connaissons tous l'importance des liens qui se tissent dans les couloirs, de ces « colloques extra muros » qui se poursuivent tard dans la soirée. Il faut remarquer que la Station biologique se prêtait admirablement à ce genre de rencontres intersections. J'espère que tous en ont tiré profit et qu'elles seront le point de départ de relations suivies que nous souhaitons tous.

Parmi les nombreux encouragements et aides que nous avons reçus nous ne saurions oublier M. le Président de l'Université de Rennes qui n'a jamais ménagé ses encouragements et qui nous a fait l'honneur d'assister à notre Colloque.

Vous me permettez également de remercier Monsieur le Professeur TOUFFET. Il a eu la rude tâche de recueillir le résumé des communications avant le colloque mais une tâche bien plus lourde l'attend, celle de recueillir l'ensemble des textes qui composeront le volume final, témoin pérenne de ce colloque et que vous serez heureux de consulter dans votre bibliothèque dans quelque temps avec, en prime, le souvenir de l'ambiance chaleureuse qui a présidé à ces journées de travail.

Enfin je ne saurais oublier dans mes remerciements tout le personnel des laboratoires de Rennes et de la Station biologique de Paimpont qui se sont mobilisés pour que votre séjour se déroule agréablement.

Monsieur le Maire, je ne voudrais pas vous retenir trop longtemps, car je me doute que votre emploi du temps doit être chargé. Je soupçonne d'autre part, que nos amis britanniques et hollandais ont hâte d'échapper à l'ambiance de travail de ces derniers jours pour visiter le noyau ancien de votre ville, le magnifique jardin du Thabor et sûrement les boutiques... « shopping » oblige.

Néanmoins permettez-moi avant de nous quitter de revenir à notre région, à la Bretagne et aux retombées pratiques d'un colloque qui pourrait apparaître quelque peu ésotérique pour le grand public.

Nous avons invité nos amis à visiter les landes des Monts d'Arrée, ce qui a donné lieu à d'intéressantes discussions sur la valorisation de telles zones. Savez-vous, Monsieur le Maire, que les Chasseurs se préparent à investir des sommes non négligeables pour introduire la *Grouse* dans ces vastes espaces. Eh bien, cette simple visite devrait pouvoir faire économiser de l'argent aux Bretons. En effet, l'avis des spécialistes anglais rejoint l'avis qui avait été donné par le Professeur LEFEUVRE il y a quelques années au Parc régional : en l'absence de groupements végétaux à dominante de *Calluna vulgaris*, nourriture de base de la *Grouse*, il est utopique d'envisager cette introduction. Par contre, la relance de l'élevage ovin envisagé par le G.E.L.A. (Groupe d'études des landes armoricaines) à travers les Travaux de Mademoiselle RODDE et de Messieurs LEFEUVRE, CLÉMENT et

TOUFFET est considérée comme pleine d'intérêt. Elle présente en effet l'avantage de se substituer à un enrésinement qui pose un problème :

- Au niveau des sols podzoliques de cette région.
- Au niveau de la rentabilité économique (l'espérance de vie de ces résineux étant telle dans un milieu fréquemment sujet aux incendies qu'elle ne permet pas d'envisager qu'ils puissent atteindre l'âge de l'exploitation).
- Au niveau humain, la forêt ne permettant pas le maintien des humains comme le ferait un élevage qui doit être rentable quand on sait que le Finistère importe 80 % de la viande de mouton qu'il consomme.

Ce ne sont que quelques-unes des retombées pratiques de cette recherche fondamentale trop souvent dénigrée, trop souvent méconnue des administrations locales (qui sait par exemple que le G.E.L.A. est capable de produire des cartes d'aptitude des sols de landes pour l'ensemble de la région bretonne ?).

Si je me suis permis de vous donner ces quelques exemples, Monsieur le Maire, c'est pour que vous soyez persuadé que les écologistes ne sont pas des hommes fantaisistes faisant du vélo le Dimanche à mi-forêt mais des scientifiques de haut niveau à l'écoute des problèmes que pose l'évolution actuelle

de notre monde et désirant mettre leurs connaissances au service de tous. Encore faut-il le leur demander, encore faut-il admettre qu'une recherche de valeur ne peut se développer raisonnablement qu'avec un financement approprié, ce qui n'est pas forcément le cas en France; encore faut-il aussi fournir un emploi à ces jeunes que vous voyez dans cette assemblée : la région est très heureuse de les faire travailler sur contrat lorsqu'il s'agit de se prononcer sur l'évolution ou la qualité des eaux ou sur le type de remembrement qui doit être effectué dans une commune déterminée, mais aucun organisme n'a les moyens de les recruter.

Je sais d'ailleurs, Monsieur le Maire, que vous êtes un ardent défenseur des Universitaires de votre ville... Soyez l'ambassadeur de vos écologistes auprès des instances régionales. Ils le méritent.

Je terminerai mon propos en souhaitant que ce colloque ne soit que le premier d'une longue série qui verra périodiquement la British Ecological Society et la Société d'Ecologie se réunir soit en Angleterre, soit en Bretagne, soit en d'autres régions de France et puisque Monsieur GREIG-SMITH vient de me communiquer que sa Société nous invitait en Angleterre dans deux ans je vous dis à très bientôt, Bon voyage de retour, Kenavo, Bye Bye.

TABLE DES MATIÈRES DU TOME II

G. BARNAUD et A. CANARD. — Données actuelles sur les Invertébrés des landes armoricaines : aspect global .	433
P. BEAUVAIS et F. FORGEARD. — Utilisation de la méthode des points contacts pour l'évaluation de la biomasse dans les pelouses .	323
A. BELLIDO, S. DELEPORTE et Y. DELETTRE. — Caractérisation écologique de quatre formations pionnières de la lande armoricaine .	623
J.L. BOSTOCK. — The effect of spraying and respraying bracken (<i>Pteridium aquilinum</i> L. Kuhn) in heathland, with asulox .	717
J.P. CANCELA DA FONSECA. — Approche du problème de la colonisation par l'analyse de système: habitats permanents avec changement saisonnier des conditions du milieu .	647
A. CANARD. — Contribution à la connaissance de l'écologie des Aranéides des landes armoricaines. Bilan actuel des recherches .	527
S.B. CHAPMAN and R.T. CLARKE. — Some relationships between soil, climate, standing crop and organic matter accumulation within a range of <i>Calluna</i> heathlands in Britain .	221
J.L. CHAPUIS et J.C. LEFFÈVRE. — Evolution saisonnière du régime alimentaire du lapin de garenne, <i>Oryctolagus cuniculus</i> (L.) sur une lande bretonne .	587
J.L. CHAPUIS. — Analyse de la distribution spatiale du lapin de garenne <i>Oryctolagus cuniculus</i> (L.) sur une lande bretonne .	571
B. CLÉMENT et J. TOUFFET. — Origine et utilisation des landes des Monts d'Arrée .	665
B. CLÉMENT et J. TOUFFET. — Répartition et évolution de la matière organique et des éléments biogènes dans la lande mésophile des Monts d'Arrée .	307
B. CLÉMENT, F. FORGEARD et J. TOUFFET. — Importance de la végétation muscinale dans les premiers stades de recolonisation des landes après incendie .	359
B. CLÉMENT, A. RIVIÈRE et J. TOUFFET. — Répartition des graines au sol dans les landes incendiées des Monts d'Arrée .	365
C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Allocation de clôture .	807
J. LE DUCHAT D'AUBIGNY. — Contribution à l'étude des landes armoricaines : peuplement myrmécologique .	735
E. DUFFEY. — The efficiency of the Dietrick vacuum sampler (D-vac) for invertebrate population studies in different types of grassland .	421
S. DELEPORTE-BAILLOT. — Caractéristiques de l'émergence de quelques Diptères <i>Sciaridae</i> et <i>Chironomidae</i> des landes armoricaines .	613
J.P. DUCROTOY. — Adaptations spatio-temporelles de chironomides (Insectes, Diptères) dans un habitat semi-permanent du massif de Paimpont (I et V) .	633
P. DUPONT. — Richesse, originalité et diversité des landes ibéro-atlantiques .	405
B. EHANNO. — Aperçu sur la faune des Rhynchotes Hétéroptères, principalement <i>Miridae</i> , observés sur les végétaux et dans les diverses strates de landes du Massif armoricain .	447
J. ESTEOULE, J. GUYADER et A. JIGOREL. — Les sols de lande sur schistes pourpres de la région de Paimpont .	153
J. ESTEOULE-CHOUX, J. ESTEOULE, J. GUYADER et A. JIGOREL. — Etude des sols de la lande du Cap Fréhel .	169
J. ESTEOULE, J. GUYADER et A. JIGOREL. — Les sols de lande des Monts d'Arrée .	197

M.-Ch EYBERT. — Dynamique de la reproduction de la linotte mélodieuse (<i>Acanthis cannabina</i>) sur une lande bretonne	543
A. FAILLE. — Influence sur la végétation herbacée de l'ouverture de trouées dans les Réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau	1
M. FARDJAH et G. LEMÉE. — Dynamique comparée de l'eau sous hêtraie et dans des coupes nues ou à <i>Calamagrostis epigeios</i> en forêt de Fontainebleau	11
F. FORGEARD, J.C. GLOAGUEN et J. TOUFFET. — Notice explicative des cartes de végétation des landes du Cap Fréhel (Côtes-du-Nord)	295
F. FORGEARD et J. TOUFFET. — La recolonisation des landes et des pelouses dans la région de Paimpont. Evolution de la végétation au cours de trois années suivant l'incendie	349
P. GODDARD and I.F. SPELLERBERG. — Reproduction as a factor in the conservation of <i>Coronella autriaca</i> Laur., in the southern England	535
A. GUEGUEN et G. DELAUNAY. — Ecologie et bioénergétique d'une population de <i>Myrmeleotettix maculatus</i> Thunb (Orthopt. Acrididae) dans une formation pionnière de Lande Armoricaire. I. — Utilisation de l'énergie au cours du développement	483
A. GUEGUEN et G. DELAUNAY. — Ecologie et bioénergétique d'une population de <i>Myrmeleotettix maculatus</i> Thunb. (Orthopt. Acrididae) dans une formation pionnière de Lande Armoricaire. II. — Dynamisme d'une population de <i>M. maculatus</i> dans deux sites de landes pionnières Armoricaines	497
A. GUEGUEN, J.C. LEFEUVRE, F. FORGEARD, J. TOUFFET. — Analyse comparée de la dynamique de la restauration du peuplement d'Orthoptères et du peuplement végétal dans une zone brûlée de lande	747
A. GUEGUEN. — Etude bioénergétique comparée de deux populations de <i>Myrmeleotettix maculatus</i> dans une formation pionnière des Landes Armoricaines	513
C.H. GIMINGHAM. — An introduction to the Symposium	147
J.C. GLOAGEN. — Application de l'analyse des correspondances et de l'information mutuelle à l'étude phytocécologique des landes de Bretagne (France)	269
J.C. GLOAGUEN. — La structure des Bruyères et des Ajoncs du Cap Fréhel (Côtes-du-Nord). Etude pondérale	331
M. GUERLESQUIN et A. VAQUER. — Quelques observations biologiques et floristiques sur les rizières de Camargue : Biotopes à Characées	113
P. GREIG-SMITH. — Conclusion du Colloque	801
C.M. HARRISON. — Preliminary results of field-weir trials of amenity grasslands and heathlands in south-east England	673
O.W. HEAL. — Fauna of heathlands in the United Kingdom	413
R.J. HOBBS et C.H. GIMINGHAM. — Some effects of fire and grazing on heath vegetation	709
M. HOSSAERT-PALAUQUI. — Régénération d'une lande après incendie. II. Reproduction sexuée et capacité de germination d' <i>Ulex minor</i> Roth (<i>Ulex nanus</i> Sm)	387
M. HOSSAERT-PALAUQUI et Nicole GAUTIER. — Régénération d'une lande après incendie. I. Evolution de la structure du peuplement végétal au cours de la première année	373
T. JAZDZEWSKA. — Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. 17. — Le cycle vital d' <i>Ephemera ignita</i> Poda 1761 (Ephemerellidae, Ephemeroptera) dans le Rhône lyonnais	33
J.C. LEFEUVRE. — Genèse et présentation du Colloque	135
J.C. LEFEUVRE. — Possibilité d'élevage de moutons de race rustique dans les landes des Monts d'Arrée. I. Considérations générales	765
J.C. LEFEUVRE, C. RODDE, B. CLÉMENT et J. TOUFFET. — Possibilité d'élevage de moutons de race rustique dans les landes des Monts d'Arrée. II. Etude comparative du régime alimentaire de cinq races	775
Ph. LEBRETON. — La répartition des arbres dans la région Rhône-Alpes : un constat, son utilisation	81
C.J. LEGG. — A markovian approach to the study of heath vegetation dynamics	393

P. LEGRIS. — La cartographie de la végétation et des bioclimats dans les pays en voie de développement	67
M. LOUIS. — Etude d'un peuplement mixte d' <i>Orchestia montagui</i> et d' <i>Orchestia dehayesei</i> dans la baie de Bou Ismail (Algérie)	97
E. MALTBY. — The impact of severe fire on <i>Calluna</i> moorland in the north york moors	683
G.R. MILLER. — The burning of heather moorland for red grouse	725
J. MILES and W.E. YOUNG. — The effects on heathland and moorland soils in Scotland and Northern England following colonisation by birch (<i>Betula</i> spp)	233
M.-Th. OLLIVIER. — Observations sur trois Hétéroptères <i>Lygaeidae</i> des landes armoricaines: inféodation aux végétaux et localisation dans les strates au cours du cycle biologique	473
P. OZENDA et G. PAUTOU. — Cartographie écologique et cartographie de l'environnement: L'exemple de la région Rhône-Alpes	53
J. et P. POISSONNET. — Quelques thèmes pour la cartographie de la végétation et du milieu	61
P. REY. — De la carte de la végétation à la cartologie écologique	49
D. RONDELAUD. — Premières données sur l'écologie et l'éthologie de <i>Zonitoides nitidus</i> Müller et d' <i>Oxychilus draparnaudi</i> Beck (Mollusques Gastéropodes Pulmonés) dans leurs habitats naturels	125
F. ROZE et F. FORGEARD. — Etude de la minéralisation de l'azote dans les sols incendiés de la région de Paimpont	339
F. ROZE. — Répartition et évolution de l'azote dans quelques landes bretonnes	315
Ch. SAUVAGE. — Organisation du réseau de cartographie écologique au niveau du C.N.R.S.	45
V. STANDEN. — Factors affecting the distribution of <i>Enchytraeidae</i> (<i>Oligochaeta</i>) in associations at peat and minerals sites in Northern England	599
D.G. STRULLU et J.P. GOURRET. — Les Mycorhizes des Ericacées et des espèces des landes	243
J. TOUFFET. — Recherches phytocéologiques sur les landes armoricaines: travaux effectués depuis 1973	251
P. TREHEN. — Synthèse de l'étude des mécanismes de colonisation par la faune des formations pionnières de la lande	609
A. TYE. — The breeding biology and population size of the wheatear (<i>Enanthe aenathe</i>) on the Breckland of East Anglia, with implications for its conservation	559
N.R. WEBB. — Aménagement et conservation des landes: Synthèse	655
N.R. WEBB. — The Dorset heathlands: Present status and conservation	659
RÉSUMÉS DE THÈSES	69
ANALYSES D'OUVRAGES	79



Le Directeur de la Publication : CL. DELAMARE DEBOUTTEVILLE

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou des ayants-droits ou ayants-cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Imprimerie Louis-Jean, 05002 Gap (France). Dépôt légal n° 236-1981 — Imprimé en France.
OJD Diffusion — Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062.

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Seuls les membres de la Société à jour de leur cotisation peuvent publier dans le Bulletin. Dans tous les cas les articles proposés seront soumis à un comité de lecture composé par le Conseil de la Société d'Ecologie. Sauf dérogation spéciale les articles ne devront pas dépasser 20 pages imprimées. Les clichés photographiques sont à la charge des auteurs.

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne au recto seulement de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive, et rigoureusement soignés dans le fond comme dans la forme. Les noms propres devront être en capitales ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques latins soulignés d'un seul trait. Le titre du manuscrit devra être suivi du prénom et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse du laboratoire dans lequel le travail a été effectué. Les auteurs éviteront, sauf nécessité impérieuse, les abréviations autres qu'usuelles; les notes infrapaginales, exceptionnelles et courtes, seront numérotées de 1 à n du début de l'article à la fin. Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles devront être conformes au modèle suivant :

De BACH (P.) et SUNDBY (R.A.), 1963. — Competitive displacement between ecological homologues. *Hilgardia*, 34, p. 105-166.

Le titre des périodiques sera abrégé d'après les règles internationales de nomenclature (*World list of scientific publications*, 4^e édition). Tout article de plus de 4 pages imprimées sera précédé d'un résumé en anglais ou en allemand. Ce résumé sera conforme au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

Les dessins, exécutés à l'encre de Chine sur papier calque, bristol ou carte à gratter, ainsi que les photos, devront être groupés de façon à éviter le plus possible des frais de mise en page. La réduction souhaitée sera indiquée sur chaque figure. On évitera de fournir des données chiffrées à la fois sous forme de tableaux et de graphiques. Les manuscrits qui ne seront pas présentés suivant ces normes seront renvoyés à leurs auteurs.

Un jeu d'épreuves accompagnées des illustrations est envoyé aux auteurs qui devront retourner l'ensemble après correction et indication de l'emplacement souhaité pour les figures, au plus tard dans un délai de dix jours. La société offre gratuitement 25 tirés à part. Les auteurs qui en désirent davantage joindront un bon de commande en retournant leurs épreuves. Ils régleront la facture directement à l'imprimeur. Les analyses d'ouvrages, nouvelles et les rubriques « Activités de la Société » ne peuvent être fournies sous la forme de tirés à part.

Les membres de la Société peuvent publier dans le Bulletin des travaux originaux, et des mises au point sur des sujets se rapportant aux divers domaines de l'écologie générale et appliquée. Les manuscrits doivent être envoyés soit au Secrétaire du Bulletin, soit de préférence à un membre du Conseil de la spécialité choisie (cf. page de couverture la liste des membres du conseil et leurs spécialités) qui, après lecture, fera parvenir le manuscrit au Secrétaire du Bulletin. Les analyses d'ouvrages ou d'articles de revues suffisamment importants seront également les bienvenus. Dans ce dernier cas il est recommandé de prendre contact au préalable avec le Secrétaire du Bulletin pour éviter les doubles emplois.

TARIF ABONNEMENT 1981

			Librairies - 10 % de remise
FRANCE			
BELGIQUE	Abonnement particulier, membre	180 F	
LUXEMBOURG			
SUISSE	Abonnement Collectivité	300 F	270 F
ITALIE			
ETRANGER			
MAROC	Abonnement particulier	240 F	216 F
ALGERIE	Abonnement Collectivité	320 F	288 F
TUNISIE			
	Cotisation simple (de membre)	45 F	

IMPORTANT

Toutes les cotisations doivent, désormais, être payées directement et de façon impersonnelle à M. le Trésorier de la Société d'Ecologie, et adressées à :

Monsieur le Trésorier de la Société d'Ecologie
S/Couvert de M. le Secrétaire général
4, avenue du Petit Château
F 91800 BRUNOY
C.C.P. n° 30279-62 LA SOURCE

Ceci, afin de tenir à jour correctement le fichier. Le Secrétaire général enverra au trésorier les chèques et les rectifications à faire au fichier de façon à lui faciliter la tâche.

